

Univerzita Karlova Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geologie

Studijní obor: Praktická geobiologie



Monika Uhlířová

První cévnaté rostliny na území České republiky
Early vascular plants in the Czech Republic

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Jiří Kvaček, Csc.

Praha 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Monika Uhlířová

V Praze 19.5. 2017

Poděkování:

Ráda bych poděkovala RNDr. Jiřímu Kvačkovi, Csc. za vedení mé práce, za jeho cenné rady a trpělivost. Zvláště mu děkuji za umožnění přístupu do sbírek Národního muzea a za poskytnutí některých materiálů, které byly klíčové při psaní práce. Také velmi děkuji doc. RNDr. Oldřichovi Fatkovi, Csc. za konzultace a poskytnutou literaturu. Mnoho literárních zdrojů jsem získala také od doc. RNDr. Jakuba Sakaly, Ph.D., kterému rovněž děkuji. Dále děkuji Mgr. Milanovi Libertínovi, Ph.D. za jeho pomoc při pořizování fotografií některých vzorků, poskytnutí potřebné literatury a vysvětlení dané problematiky. Zvláštní dík patří Martinovi Součkovi, kterému děkuji za jeho laskavost a výpravu do lomu Kosov v jeho doprovodu. Především děkuji své rodině a přátelům, že mi byli oporou během mého studia.

Abstrakt

Cévnaté rostliny jsou charakterizovány jako skupina rostlin, které jsou již zcela přizpůsobeny k životu na souši. Jejich vývoj je výsledkem souboru adaptací, které si vyžádaly nutné změny na anatomické i morfologické úrovni. Doklady o vzniku cévnatých rostlin se objevují ve fosilním záznamu již od středního ordoviku ve formě spór a později také od spodního siluru v podobě makrofosílií. Cílem práce je zmapování a bližší seznámení se s publikovanými nálezy fosílií, především makrofosílií, prvních cévnatých rostlin z období siluru. Zájem bude hlavně zaměřen na publikované silurské nálezy z České republiky. V práci je také detailněji zmíněn rod *Cooksonia*, který představuje zástupce prvních cévnatých rostlin, objevených v makrofosilním záznamu.

Klíčová slova: cévnaté rostliny, spóry, makrofosílie, silur

Abstract

Vascular plants are characterized as a group of plants, which are already fully adapted to live on the land. Their evolution is a result of a set of adaptations that have required the necessary changes at anatomical and morphological level. Some evidences about the rise of vascular plants appear in the fossil record from the Middle Ordovician in the form of spores and later also from the Early Silurian in the form of megafossils. The aim of the thesis is to briefly describe and discuss the most important published findings of fossils, especially megafossils, of the early vascular plants from the Silurian. Interest is especially focused on published material from the Czech Republic. The thesis also includes more detailed description of the genus *Cooksonia*, representing the first vascular plants, which are discovered in the megafossil record.

Key words: vascular plants, spores, megafossils, Silurian

Obsah

1	Úvod	7
2	Cévnaté rostliny	7
2.1	Fylogenetické postavení cévnatých rostlin	7
2.2	Charakteristika cévnatých rostlin	8
2.3	Anatomie cévnatých rostlin	9
2.3.1	Rostlinná pletiva	9
3	Předchůdci suchozemských rostlin	13
4	Přechod rostlin na souš	13
5	Mikrofosílie	15
5.1	Spóry	15
5.2	Vodivé elementy	16
5.3	Kutikula	17
6	Makrofosílie	18
6.1	Nejstarší cévnatá rostlina v makrofosilním záznamu	18
7	Světový výzkum	21
7.1	Klasifikace nejstarších cévnatých rostlin	22
8	Nálezy makrofosílií silurských cévnatých rostlin	24
9	Nálezy v České republice	33
10	Diskuse	44
11	Závěr	44
12	Literatura:	45

Seznam obrázků a tabulek

Obr. 1	Stratigrafické zařazení českých nálezů makrofosílií	34
Obr. 2	<i>Cooksonia</i> sp.	35
Obr. 3	<i>Cooksonia</i> sp. – protiotisk	36
Obr. 4	cf. <i>Cooksonia</i> sp.	36
Obr. 5	Holotyp <i>Cooksonia bohemica</i>	38
Obr. 6	<i>Cooksonia</i> cf. <i>hemisphaerica</i>	39
Obr. 7	<i>Cooksonia</i> cf. <i>hemisphaerica</i>	39
Obr. 8	<i>Cooksonia</i> sp.	40
Obr. 9	<i>Cooksonia</i> sp.	41
Obr. 10	<i>Cooksonia bohemica</i>	42
Obr. 11	<i>Cooksonia bohemica</i> - detail sporangií	42
Obr. 12	Nákres <i>Cooksonia</i> sp. vzorku D-479	43
Tab. 1	Šířka sporangií <i>Cooksonia</i> sp. ze vzorku D-479	43

1 Úvod

Za svůj rozvoj na souši vděčí život dlouhé sérii evolučních, geologických a klimatických změn. Výstup z vodního prostředí a následné přizpůsobení suchozemským podmínkám si vyžádalo řadu nutných adaptací, které si dokonale osvojily cévnaté rostliny jakožto jedni z prvních kolonizátorů souše. Ačkoli výzkum rostlinných spór ve fosilním záznamu naznačuje, že přechod na souš se mohl odehrát již ve středním ordoviku, s jistotou můžeme potvrdit první cévnaté rostliny teprve podle makrofosilních zbytků spodního siluru. Ve srovnání světových lokalit nálezů silurské flóry si drží přední význam i český Barrandien. Cílem této práce je zmapování publikovaných světových nálezů silurských cévnatých rostlin se zaměřením na nálezy v České republice. Úvodní část bude věnována charakteristice cévnatých rostlin obecně, s popisem stavby rostlinného těla, což mi poslouží jako podklad pro korelaci se stavbou fosilních cévnatých rostlin.

2 Cévnaté rostliny

2.1 Fylogenetické postavení cévnatých rostlin

Rostliny jsou obecně definovány jako mnohobuněčné eukaryotické organismy se schopností fotosyntetizovat. Vzhledem k evoluci rostlin, následující fylogenetické systematice odpovídá upravená definice, která pojímá rostliny jako eukaryotické autotrofní organismy.

Avšak ne všechny organismy, splňující tento předpoklad, patří mezi rostliny. Ačkoliv červené a hnědé řasy schopnost fotosyntézy mají, na rozdíl od rostlin jejich chloroplasty obsahují pouze chlorofyl a (Alters & Alters 2006). Předpokládá se tedy, že se vyvinuly nezávisle primární endosymbiózou z odlišného předka.

Rostliny z monofyletické skupiny Viridophyta (zelené rostliny) jsou charakteristické tím, že mají ve svých buňkách obsažen chlorofyl a i chlorofyl b. Jejich dalším znakem je přítomnost celulózy v buněčné stěně, tvorba thylakoidů (fotosynteticky aktivní membránové struktury), funkce polysacharidů jako zásobních látek (nejčastěji jako škrobová zrna), dva přední bičíky (často modifikované nebo druhotně ztracené) a absence fykobilinů

(fotosyntetické pigmenty sinic a řas). Viridophyta se v základu dělí na dvě větve, a to: Chlorophyta (většina „zelených řas“) a Streptophyta. Do Streptophyta spadá především skupina Embryophyta (suchozemské rostliny) spolu s dalšími skupinami, které byly vyřazeny ze „zelených řas“. Celou skupinu Embryophyta lze rozdělit na Bryophyta (mechorosty) a největší skupinu zelených rostlin, skupinu Tracheophyta (cévnaté rostliny) (Mártonfi 2006). Avšak Tracheophyta se zároveň také řadí pod Polysporangiophyta, zahrnující krom Tracheophyt dále ještě dva rody primitivních rostlin – *Horneophyton* a *Aglaophyton*, u kterých nebyly vyvinuty pravé tracheidy a podle této systematiky do Tracheophyt nespádají (Mártonfi 2006, Kenrick & Crane 1997). Skupina Tracheophyta dále zahrnuje dvě podskupiny – Eutracheophytes a Rhyniopsida. Do skupiny Eutracheophytes spadá kromě veškerých existujících cévnatých rostlin také většina cévnatých rostlin fosilních. Od ostatních suchozemských rostlin tuto skupinu vymezuje přítomnost tracheid – vodivých elementů s odolnou stěnou a vytvořenými otvory mezi ztlustlinami stěn. Právě rezistenci stěn tracheid ostatní suchozemské rostliny postrádají. Jako rezistentní se jeví také tenká vrstva na vnitřním povrchu vodivých elementů typu S rostlin skupiny Rhyniopsida (Kenrick & Crane 1997).

2.2 Charakteristika cévnatých rostlin

Pro lepší představu o fosilních cévnatých rostlinách je nezbytné znát detailně anatomii a morfologii recentních zástupců. Suchozemské rostliny (Embryophyta) jsou již evolučně dokonalou skupinou rostlin schopnou samostatného života na souši.

Z velké části tomu pomohla ochranná vosková vrstva pokožkových buněk, kutikula, zamezující vysychání, jež byla jedním z hlavních atributů pro život na souši. Také vyvinuté tlustostěnné spóry jsou rovněž příkladem ideálního přizpůsobení suchozemskému životu. Nicméně suchozemské rostliny dělíme do dvou větví odlišných znaků, a to větví Bryophyta (mechorosty) a Tracheophyta (cévnaté rostliny) (Mártonfi 2006).

Zatímco tělo mechorostů je ještě stále tvořeno stélkou (thallus), tělo cévnatých rostlin (kormus) je složeno z pravých pletiv a zpravidla rozlišeno na vegetativní rostlinné orgány - kořen, stonek a list. Rozmnožování cévnatých rostlin se plně přizpůsobilo terestrickým podmínkám a přestalo být závislé na vodním mediu, avšak u mechorostů tato závislost na vodě přetrvává. Podstatným rozdílem je charakter střídání fází životního cyklu, tedy fáze pohlavní (sporofyt – diploidní fáze) a fáze nepohlavní (gametofyt – haploidní fáze). Mechorostům je vlastní závislost sporofytu na gametofytu, přičemž většinou nezelený

sporofyt vyrůstá z gametofytu. Oproti tomu se staví cévnaté rostliny s dominantním zeleným sporofytem a postupně redukujícím a nakonec i plně závislým gametofytem (Kalina & Váňa, 2005).

2.3 Anatomie cévnatých rostlin

Tělo cévnaté rostliny lze v základu rozlišit na tři části – stonek, kořen a list. Podzemním orgánem rostliny je kořen, který plní funkci ukotvující a absorpční. Stonek a list, které označujeme dohromady jako prýt, jsou obecně nadzemními částmi rostliny a jejich hlavní funkcí je transpirace vody. Další důležitou funkcí listů je vytváření asimilátů pomocí fotosyntézy. Přestože tyto orgány plní různé funkce, sdílejí společné znaky ve své vnitřní stavbě. Rostlinné tělo je v základu tvořeno rostlinnými buňkami. Buňky mohou být různého typu a podle stejných vlastností tvoří soubory – pletiva (Pazourek & Votrubová 1997).

2.3.1 Rostlinná pletiva

Stejně tak jako tkáň tvoří těla živočichů, jsou těla rostlin tvořena rostlinnými pletivy. Avšak ne všechna jsou rostlinná pletiva v pravém slova smyslu. Jako pravé rostlinné pletivo se rozumí soubor buněk stejného tvaru, funkce i původu. V porovnání s živočišnou buňkou je buňka rostlinná chráněna celulózní buněčnou stěnou (Vinter 2008). Rostlinné pletivo tedy představuje síť stejně diferenciovaných buněk, které k sobě navzájem pojí pektinová lamela. Klasifikaci pletiv umožňuje rozdílnost buněk a jejich funkcí. Můžeme tedy pletiva dělit např. dle tloušťky buněčných stěn nebo dělivé schopnosti buněk. Porovnáním charakteru buněčných stěn rozeznáváme: parenchym, kolenchym a sklerenchym (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

Parenchym představuje v rostlinném těle nejrozšířenější a nejméně diferenciované pletivo. Jeho tenkostěnné buňky jsou zpravidla o stejném průměru a zajišťují funkci vodivou, zásobní, dělivou, absorpční, sekreční, provětrávací a metabolickou. Jiné specifické znaky nebo speciální funkce dále dělí parenchym na podtypy: prozenchym, aerenchym, aktinenchym, hydrenchym chlrenchym, merenchym a transferový parenchym (Vinter 2008).

Kolenchym je pletivo zajišťující funkci mechanickou a je tvořeno nelignifikovanými buňkami o nestejně ztloustlých buněčných stěnách. Funguje především jako opora

nadzemních orgánů rostlin. Typ zesílení buněčných stěn určuje kolenchym rohový (ztluštění stěn ve styku tří nebo čtyř buněk), deskový (ztloustlé stěny, které jsou paralelní s orgánem rostliny) a lakunární (ztloustlé stěny ve styku s interceluláry) (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

Sklerenchym má především funkci mechanické opory. Sekundární stěny buněk mohou být částečně zpevněny ligninem (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008). Sklerenchym je součástí hlavně systému pletiv základních a v menším zastoupení také pletiv krycích a vodivých. V rostlině tento typ pletiva nalezneme jako sklereidy a fibrily. Jelikož hranici ve vymezení těchto typů nelze zcela definovat, vyskytují se mezi nimi i typy přechodné (Pazourek & Votrubová 1997). Sklerenchymatické buňky vznikají sklerifikací, tedy procesem tloustnutí buněčných stěn, který se děje nejprve v místě styku buněk a nakonec dochází k ztloustnutí stěny celé buňky (Vinter 2008).

Dle dělivé schopnosti buněk můžeme rozeznávat pletiva trvalá a dělivá. Zatímco pletiva dělivá (meristémy) jsou schopna v rostlinném těle vytvářet nové buňky, trvalá jsou bez dělivé schopnosti a jsou tvořena parenchymem, kolenchymem a sklerenchymem (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

Meristémy umožňují růst rostlin buď lokálně v určitém rostlinném orgánu či celého rostlinného těla, a to po určité období nebo neomezeně během celého života rostliny. Buňky meristémů jsou parenchymatického charakteru. Vyznačují se velkým jádrem i jadérkem a malými vakuolami. Princip fungování meristémů je v tvorbě růstových zón, kde dochází k dělení buněk. Tím je zajištěn správný a organizovaný růst rostliny. Dělení meristémů bývá zpravidla na: protomeristémy, primární meristémy a sekundární meristémy. Protomeristémy jsou soustředěny do tzv. iniciál růstových vrcholů. Prvně se iniciála dělí na dvě buňky dceřinné, přičemž dělivá schopnost je zachována pouze u jedné z nich. Druhá buňka, která ztratila schopnost dělení, se nazývá descendent. Jsou to právě descendenty, které dávají vznik primárním meristémům a vlastně pletivům trvalým (Vinter 2008). Primární (apikální) meristémy zakládají primární trvalá pletiva, která tvoří základ stavby rostlinného těla. U většiny jednoděložných a některých dvouděložných rostlin je umožněn pouze primární růst. Díky obnovení dělivé schopnosti u trvalých pletiv vznikají meristémy sekundární. Jejich přítomnost v těle rostliny umožňuje sekundární růst a tloustnutí, které je typické pro nahosemenné rostliny a podstatnou část rostlin dvouděložných (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

2.3.1.1 Systémy pletiv

Výše zmíněná rostlinná pletiva jsou uspořádávána do větších soustav – systémů pletiv. Z funkčního hlediska je rozlišujeme na systémy pletiv základních, krycích a vodivých (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

2.3.1.1.1 Základní pletiva

Většinu objemu cévnaté rostliny tvoří pletiva základní. Představují nejjednodušší pletiva rostlinného těla a mohou zastávat velmi rozličné funkce (Pazourek & Votrubová 1997). Podle funkce je lze rozdělit na pletiva zásobní, mechanická, asimilační, absorpční, vylučovací a provětrávací. Pletiva zásobní ve svých buňkách ukládají vytvořené asimiláty (např. škrob ukládán v amyloplastech, lipidy ukládány v oleosomech). Mechanická pletiva jsou v rostlinách rozmístěna tak, aby odpovídala intenzitě zatížení a zpevnila rostlinné tělo. Jsou trojího typu – mechanická, fascikulární (pletivo tracheid a trachejí) a extrafascikulární (např. sklereidy). Asimilační pletiva, obsahující v buňkách chlorofyl, plní funkci fotosyntetickou (např. listový mezofyl). U pletiv absorpčních je funkcí absorpce okolních roztoků s rozpuštěnými živinami do rostlinného těla (např. rhizodermis). Opačnou funkci zajišťují vylučovací pletiva, jejichž produkty (exkrekty, sekrekty) jsou vylučovány z těla rostliny (např. hydatody, tentakule). Pletiva provětrávací umožňují výměnu plynů mezi rostlinou a prostředím (součástí jsou specializované otvory – stomata, lenticely) (Vinter 2008).

2.3.1.1.2 Krycí pletiva

Ochranu částí rostlinného těla před nepříznivými vlivy poskytují pletiva krycí. Kromě zamezení nadměrného výparu vody z nadzemních orgánů rostliny, fungují krycí pletiva také ve výměně látek mezi okolím a rostlinou. (Pazourek & Votrubová 1997). Pletiva krycí se liší svým vznikem a dělí se na primární a sekundární. Zatímco primární meristémy dávají vznik primárním krycím pletivům, kterými jsou epidermis a rhizodermis, ze sekundárního meristému se tvoří sekundární krycí pletivo, peridermis. Epidermis se vyznačuje pouze jednou vrstvou buněk. Z epidermis jsou tvořeny deriváty – např. stomata, trichomy (Vinter 2008).

2.3.1.1.3 Vodivá pletiva

Evoluční výhodou cévnatých rostlin je vodivá soustava z cévních svazků. Může být jednoduchá či složitější, rozlišena na vodivá pletiva - dřevní část (xylém) a lýkovou část (floém). Zatímco xylém zajišťuje transport vody a živin, funkcí floému je transport produktů fotosyntézy (Pazourek & Votrubová 1997).

Vodivé elementy xylému se v prvních cévnatých rostlinách objevily bez jakýchkoliv náznaků ztlustlin. Jako pokročilejší se vyvinuly buňky trubicovitého tvaru s vytvořenými ztlustlinami buněčných stěn, zvané tracheidy (cévice), a trubicovité elementy ze spojených buněk, zvané tracheje (cévy) (Kvaček 2000). Zcela funkční tracheidy a tracheje jsou zbaveny cytoplazmy a fungují dále jako mrtvé buňky. (Vinter 2008).

Tracheidy představují jednodušší typ buněk. Jsou jimi protáhlé a rovné trubicovité buňky zašpičatělého tvaru. Zatímco stěny trachejí jsou v kontaktu se sousedními buňkami perforovány, stěny tracheid jsou pouze ztenčeny. Průměr tracheid je zpravidla větší než průměr trachejí (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

Tracheje jsou tvořeny liniemi na sebe navazujících článků bez zašpičatění. Perforované plochy v místě kontaktu buněk se nazývají perforační desky. (Vinter 2008).

Floém je tvořen dvěma typy buněk – sítkovými buňkami a sítkovicemi. Sítkové proenzymatické buňky mají šikmou buněčnou stěnou, kterou prostupují nepatrné perforace. Části buněčných stěn s větším počtem perforací se nazývají sítková políčka. Rovněž sítkovice se sestávají z buněk proenzymu (sítkových článků). Oproti sítkovým buňkám se liší tvarem koncové buněčné stěny, která je u sítkovic kolmá. Na rozdíl od xylému, buňky floému nepodléhají apoptóze a zůstávají živé (Pazourek & Votrubová 1997, Vinter 2008).

Cévní svazky jsou v rostlinných orgánech uspořádávány do organizovaných shluků – tzv. stélé. To bývá situováno do středního válce, avšak u stonků jednoděložných rostlin či oddenků kapradin není střední váleček rozlišen a cévní svazky jsou neuspořádané. Roku 1902 definoval J.C. Schoute teorii, podle níž je možné rozeznávat několik typů stélé. Teorie se zakládá na různých typech vodivých systémů, charakteristické pro různé systematické skupiny cévnatých rostlin, které vznikly v průběhu vývoje. Podle uspořádání xylému a floému v osovém orgánu rostliny je možno rozeznávat typy: protostélé, aktinostélé, plektostélé, pseudostélé, sifonostélé, polystélé, arthrostélé, ataktostélé a eustélé (Vinter 2008).

3 Předchůdci suchozemských rostlin

Přestože evoluční linie není zcela jasná, podle fosilního záznamu se předpokládá vznik suchozemských rostlin ze zelených řas (Willis & McElwain 2002). Podle molekulárních a morfologických analýz je neblížejší linií k suchozemským rostlinám třída Charophyceae, skupina zelených řas spadající do vývojové větve Streptophyta (Taylor et al. 2009, Willis & McElwain 2002). Avšak, který z řádů třídy Charophyceae, zda řád Coleochaetales či Charales, je blíže příbuzný suchozemským rostlinám, není stále vyřešeno. Ve spojení s možným předchůdcem suchozemských rostlin byl dlouho zkoumán rod *Coleochaete*, z jehož vláknité stélky se evolucí mohlo vytvořit parenchymatické tělo suchozemských rostlin. Co se týče rozmnožování, má rod *Coleochaete* některé společné znaky se suchozemskými rostlinami. Nápadnou je například samčí gameta rostlin rodu *Coleochaete* se dvěma vytvořenými bičíky, která odpovídá struktuře samčí gamety u suchozemských rostlin. Dalším znakem může být diploidní zygota některých druhů *Coleochaete*, která je uchovávána v obalu z gametofytických buněk a přetrvává na stélce mateřské rostliny. V neposlední řadě je určující také přítomnost některých biopolymerů – ligninu a sporopolleninu (Taylor et al. 2009). Právě sporopollenin je součástí stěny zygoty rostlin v rámci rodů *Coleochaete*, *Spirogyra* či *Chara* (Willis & McElwain 2002).

4 Přejít rostlin na souš

Na základě mikrofosilního záznamu můžeme předpokládat, že první suchozemské rostliny byly blíže příbuzné mechorostům (především játrovkám). Následně probíhal postupný vývoj až k cévnatým rostlinám (Kenrick & Crane 1997). K terestrializaci pravděpodobně došlo v období ordoviku až spodního siluru. Jedním z hlavních předpokladů k výstupu rostlin na souš musel být již vytvořený substrát, jehož tvorba byla kromě geologické činnosti také zásluhou činnosti mikroorganismů. Nicméně, prvenství při obydlení souše suchozemské rostliny nemají, jelikož prvními kolonizátory byly sinice, řasy a houby. Nezbytností pro přechod na souš a zaplnění otevřených nik byla řada adaptací ve struktuře i fyziologii rostlin. Adaptace musely vyřešit problémy a nedostatky týkající se opory rostlinného těla, ukotvení rostlin v substrátu, absorpce vody a jejího transportu tělem rostliny,

způsobu výměny plynů, rozmnožování na souši a zamezení vysoušení rostlinného těla (Taylor et al. 2009).

Vysvětlení pro vznik ukotvení rostlin v substrátu může uspokojivě vysvětlovat hypotéza, kterou roku 1908 vytvořil Octave Lignier. Základní myšlenka spočívá v opakovaném vysušování stélky starobylé řasy v důsledku změn v dostupnosti vody, přičemž okolní substrát obklopil část dichotomicky větveného těla řasy, která následně plnila funkci upevnění a absorpce vody ze substrátu. Z hypotézy vyplývá, že nadzemní i podzemní (rhizomy) části prvních suchozemských rostlin nebyly morfologicky rozlišené a měly by být homologické. Homologii by potvrzovala také přítomnost stomat na rhizomech, dokazující fotosyntetickou funkci jako u zbylých nadzemních částí rostliny. V kontaktu se substrátem rhizomy vybíhaly do drobných vláscitých struktur – rhizoidů (Taylor et al. 2009).

Na rozdíl od vodních řas, do kterých proniká voda stélkou osmózou a difúzí, suchozemské rostliny musely začít přijímat vodu ze vzduchu a substrátu. Nepříznivé podmínky souše a nekontrolovatelný výpar by však samotné rostlinné tělo vysušovaly a bylo třeba vytvoření ochranné vrstvy, kutikuly, a ochrany spór ve formě sporopolleninového obalu. Právě kutikula mohla být klíčovou pro výstup rostlin na souš, neboť mohla sloužit jako ochrana rostlinného těla před nadměrou UV záření (především UV-B záření). Ačkoliv kutikula poskytovala rostlinám spolehlivou ochranu, vzhledem k její slabé propustnosti nemohla probíhat efektivní výměna plynů. Rostliny si proto musely na svém povrchu vytvořit specializované struktury, stomata, které by fungovaly jako vstupní otvory s regulací otevírání a uzavírání podle potřeb rostlin (Taylor et al. 2009).

Jednou z hlavních adaptací je také vzpřímený růst rostlin. Ten sloužil především k výzdvihu sporangií pro zajištění větší disperze spór. Nicméně, vzpřímený růst mohl u prvních suchozemských rostlin vzniknout následkem turgoru buněk parenchymu rostlinného těla. Předpokládá se tedy, že centrální vodivý svazek (již se jedná o cévnaté rostliny) vykonával primárně funkci vodivou a teprve postupně následkem většího vzrůstu rostlin zajišťoval i funkci opornou. Zatímco stěny tracheid xylému recentních rostlin jsou zpevněny ligninem a mají vytvořené ztlustliny, stěny vodivých elementů prvních suchozemských rostlin pravděpodobně lignifikovány nebyly (Taylor et al. 2009).

Pro zajištění efektivního způsobu reprodukce u suchozemských rostlin byl nutný výzdvih sporangií ze substrátu. Základem byl vzpřímený růst rostliny, který následovalo přesunutí sporangií do terminální části sporofytu. Dále bylo potřebou rostlin kolonizovat volné substráty díky disperzi spór na větší vzdálenost, k čemuž spórám sloužil ochranný obal ze sporopolleninu (Taylor et al. 2009).

Od vzniku cévnatých rostlin se evoluce v jejich životním cyklu projevuje postupnou redukcí gametofytní generace až do stavu existenční závislosti na dominující generaci sporofytní. Trend nejstarších cévnatých rostlin, kdy gametofyt byl zcela nezávislý na sporofytu, však přetrvává dodnes jako relikv u mnohých kapradin a plavuní. Předpokládá se, že redukce gametofytu měla fungovat jako prevence vzniku mutací, neboť náchylnost k mutacím je u haploidní gametofytní generace vyšší. Jiná teorie upřednostňuje vysvětlení redukce gametofytu jako výsledek evoluce pro konkurenční boj. Jelikož mohutnější sporofyt mohl dosáhnout většího vzrůstu, žádoucího pro efektivnější disperzi spór a získávání světla, potřeba gametofytu se snížila (Mártonfi 2006).

U některých fosiliích spodnodevonských rostlin (například na lokalitě Rhynie chert) bylo možné objevit ve sporofytu i gametofytu znaky endomykorhizy. Tady se nabízí teorie, která tvrdí, že rostliny vstupovaly do mutualistických vztahů s některými houbami. Pro houbu byla asociace výhodná pro zajištění stálého zdroje uhlíku, zatímco rostlinám tento vztah nabízel další možnost pro získávání potřebné výživy (Taylor et al. 2009).

5 Mikrofosílie

Klíčovou dokumentací stádií přechodu rostlin na souš nám poskytují mikroskopické izolované fragmenty, představující spóry, vodivé elementy a části kutikuly. Ačkoliv žádný z těchto fragmentů nelze jednoznačně přiřadit k původní rostlině, zdá se, že období jejich prvního výskytu by se mohlo shodovat i s obdobím vzniku suchozemských rostlin. Pro získávání mikrofosilií z horniny se využívá techniky macerace, přičemž okolní hornina je rozpuštěna odpovídající kyselinou (většinou kyselinou fluorovodíkovou) (Taylor & Taylor 1993).

5.1 Spóry

Nálezy prvních spór se ve fosilním záznamu objevují již v kambriu. To dokládají především spóry, se zachovalou primární stěnou i vnějším obalem, objevené v Bright Angel Shale v severoamerickém státě Arizona. Přestože svou morfologií spóry nepotvrzují příbuznost k suchozemským rostlinám, mohly patřit k vývojové linii Charophyt, u které se

předpokládá, že dala vznik právě suchozemským rostlinám (Taylor & Strother 2008). Zatímco u kambrických nálezů zůstávají nejasnosti ohledně jejich vztahu k suchozemským rostlinám, nespornými jsou nálezy ze středního ordoviku Saudské Arábie a České republiky (Steemans et al. 2012). Tyto nálezy spór mají značný potenciál pro určení období vzniku prvních suchozemských rostlin. Tyto spóry, označované také kryptospóry, se vyskytují ve formě monád, dyád či tetrad (Steemans et al. 2012, Wellman et al. 2013). Nálezy spór z hornin členu hanadir, náležející souvrství quasim, v Saudské Arábii představují nejstarší doklad o přítomnosti suchozemských rostlin již ve středním ordoviku (Strother et al. 1996). Stejněho stáří je také český nález společenstev tetrad z kosovského souvrství z lokality Hlásná Třebáň (Vavrdová 1984). Publikované světové nálezy spór (ordovik – spodní silur) jsou shrnuty v přehledu (viz příloha č. 1).

Předpokládá se, že producenty většiny izolovaných spór byly řasy. Naopak dyády a tetrády by mohly znamenat již přítomnost rostlin příbuzných mechorostům či přímo rostlin cévnatých. Spóry bývají holé nebo kryté sporopolleninovým obalem, jehož povrch může být zdoben různými ornamenty v podobě jamek a miniaturních výrůstků (Steemans et al. 2012, Wellman et al. 2013). Diverzita spór společně se složitostí ornamentů na obalech spór se směrem do mladších geologických období zvyšovala (Taylor & Taylor 1993).

U nejstarších suchozemských rostlin se předpokládá, že byly homosporické. Hlavním znakem rostlin homosporických je schopnost tvorby velkého množství malých izospór (spóry stejné velikosti i tvaru), které se mohly snadno šířit větrem na velkou vzdálenost. Ochrannou složku umožňující dokonalou fosilizaci, představuje rezistentní sporopollenin ve stěnách spór. Zachování spór následně probíhalo jejich akumulací ve vhodných sedimentačních prostředích (např. sladkovodní prostředí a pobřežní zóny). Výhodu pro snadnější zachování ve fosilním záznamu proto měly rostliny, které vytvářely hojné spóry a porůstaly oblastí blízko vod (Wellman et al. 2013).

Spóry mohou poskytnout mnoho cenných informací o charakteru rostliny, v paleoekologii a stratigrafii. Nejdůležitější funkci hrají spóry v paleogeografii, kdy pomáhají stanovit paleoprostředí a tím i polohu místa, kde rostlina rostla.

5.2 Vodivé elementy

Vzpřímený růst rostlin při boji o světlo vyžadoval na souši jistou formu opory. Oporu u cévnatých rostlin zajišťuje systém podpůrných pletiv zpevněných ligninem a částečně

i vodivý systém, který slouží rostlinám k distribuci látek potřebných k růstu (Taylor & Taylor 1993). Podle výpočtů jsou vodivá pletiva nezbytná pro vzpřímený růst i u malé rostliny o vzrůstu 2 cm (Willis & McElwain 2002). Od svrchního ordoviku se v horninách objevují vodivé elementy rostlin (Taylor & Taylor 1993). Podle charakteristických znaků lze tyto elementy rozdělit do dvou typů. První typ tvoří rovné trubicovité elementy, cca 50 μm dlouhé a 20 μm v průměru. Druhý typ představuje pokročilejší trubicovité elementy, cca 200 μm dlouhé, které mají na vnitřním povrchu vytvořené ztlustliny prstencovitého a spirálovitého tvaru (Taylor & Taylor 1993, Willis & McElwain 2002). V porovnání s recentními rostlinami je charakter ztlustlin vodivých elementů těchto fosilních rostlin odlišný. Předpokládá se, že ztlustliny byly ve fosilních rostlinách utvářeny ukládáním ligninu, jako tomu je u recentních rostlin. Biochemicky však není možné složení stěn vodivých elementů analyzovat a toto tvrzení ověřit. Pokročilejší spodnodevonská flóra umožňuje dělení tracheid podle jejich struktury stěn na tři typy. Prstencovité ztlustliny značí tracheidy typu G, ztlustliny spirálovitého tvaru indikují tracheidy typu S a perforované stěny na styku tracheid představují tracheidy typu P (Willis & McElwain 2002).

5.3 Kutikula

Ochranu těla rostliny především před odparem vody a mechanickou ochranu povrchů rostlinných orgánů zajišťuje kutikula. Tato tenká vrstva je tvořena polymery nerozpustných lipidů a látkou voskové povahy. Fosílie kutikulárních fragmentů se objevují již od spodního siluru (Willis & McElwain 2002). U izolovaných nálezů prvních kutikul je obtížné určit, zda kutikula opravdu patřila fosilní rostlině nebo představovala pokryv nějakého živočicha. Často lze na těchto fragmentech pozorovat různé výstupky nebo póry. Rostlinný charakter některých nalezených fragmentů podporuje zachování tzv. antiklin na vnitřním povrchu. Ty by mohly značit průběh epidermálních buněk. Z důvodu neznámé příbuznosti kutikulárních fragmentů k rostlinám, nebylo možné jejich zařazení do systému. Jako sběrná skupina byl, zvláště pro tyto části kutikul vytvořen rod *Cosmochlaina* (Taylor & Taylor 1993).

6 Makrofosílie

Makrofosilní záznam nejstarších suchozemských rostlin je poměrně vzácný a v porovnání s mikrofosíliemi je velice chudý. Příčinou jsou jednoduchá nelignifikovaná rostlinná pletiva (především mechorostů), která snadno podlehla dezintegraci a ve fosilním záznamu se nezachovala. Potenciál pro zachování se zvýšil s vyvinutím mechanických pletiv. Celosvětově je referováno přibližně 25 nálezů společenstev silurských makrofosílií suchozemských rostlin, přičemž všechny byly objeveny v marinních uloženinách. Rostliny byly patrně transportovány splachem z pevniny do mořského prostředí, které poskytovalo příznivé podmínky pro zachování. Jednoznačné důkazy o existenci suchozemských rostlin však poskytují až devonské nálezy ze sedimentů nemarinního původu (Wellman 2004).

6.1 Nejstarší cévnatá rostlina v makrofosilním záznamu

V makrofosilním záznamu cévnatých rostlin se velice často objevují rostliny rodu *Cooksonia*. Právě *Cooksonia* je běžně považována za představitele nejstarších cévnatých rostlin. Jelikož v kapitole „Nálezy makrofosílií silurských cévnatých rostlin“ bude tento rod mnohokrát zmíněn, celý rod *Cooksonia* zde nejprve popíši.

***Cooksonia* Lang 1937**

Rod *Cooksonia* zahrnuje zástupce těch nejstarších suchozemských rostlin. William Henry Lang nazval rod podle Dr. Isabel Cookson, která se zasloužila o nálezy tří typových vzorků se zachovalými sporangii. Na základě vzorků ze souvrství downton (Petron Quarry) a temeside shales (Saltwells, Tin Mill Race, Rhuddwr Quarry) popsal Lang druh *Cooksonia pertoni*. Ze vzorků z lomu u Downton Hall (Targrove) rozpoznal druh *Cooksonia hemisphaerica* (Lang 1937). Jelikož byl rod *Cooksonia* popsán ještě před rokem 1958, kdy vznikla povinnost stanovení typu, nebyl pro rod určen typový druh či holotypy druhů *Cooksonia pertoni* a *Cooksonia hemisphaerica*. Určení rodu *Cooksonia* se provádí pomocí lektotypu (Gonez & Gerrienne 2010a).

Popis:

Rostlina vzpřímeného vzrůstu, dosahující výšky až 7 cm. Bezlisté osy s homobrachiálním větvením (až tři body větvení), pokryté kutikulou s vytvořenými průduchy. Uspořádání cévních svazků typu protostélé. U tracheid jsou patrné prstencovité ztlustliny. Fertilní osy jsou zakončeny terminálními sporangii nálevkovitého tvaru. (Gonez & Gerrienne 2010a).

Druhy:

- ***Cooksonia pertoni* Lang 1937**

- Sporangia nálevkovitého tvaru se směrem ke svému vrcholu vodorovně rozšiřují.

Podle různých typů spor se rozlišují čtyři poddruhy (Gonez & Gerrienne 2010a):

C. pertoni ssp. pertoni

C. pertoni ssp. synorispora

C. pertoni ssp. apiculispora

C. pertoni ssp. reticulispora

- ***Cooksonia hemisphaerica* Lang 1937**

- Sporangia horizontálně či vertikálně protaženého kulovitěho tvaru s obsaženými trilétními spórami. Osa se pod sporangiem mírně rozšiřuje (Gonez & Gerrienne 2010a).

- ***Cooksonia crassiparietilis* Yurina 1964**

- Osy jsou holé, dichotomicky větvené a jsou zakončeny kulovitými sporangii. Na povrchu sporangii je viditelná striace, která se směrem od osy vějířovitě rozšiřuje (Yurina 1965).

- ***Cooksonia cambrensis* Edwards 1979**

- Holé osy s občasným dichotomickým větvením jsou zakončeny sporangii kulovitěho až oválněho tvaru. Sporangium nasedá na osu v místě mírného rozšíření (Edwards 1979).

- ***Cooksonia bohémica* Schweitzer 1980**

- Silnější a bohatě větvené osy s terminálními sporangii kulovitěho až ledvinovitěho tvaru (Schweitzer 1980).

- ***Cooksonia paranensis* Gerrienne et al. 2001**

- Podobná *C. pertoni*. V porovnání s *C. pertoni* má *C. paranensis* menší průměr osy a méně výrazný přechod mezi osou a sporangiem. Sporangium je nálevkovitého tvaru s méně výrazným rozšířením u jeho vrcholu (Gonez & Gerrienne 2010a).

- ***Cooksonia banksii* Habgood et al. 2002**

- Podobné *C. paranensis*. Společnými vlastnostmi s *C. paranensis* je méně výrazný přechod mezi osou a sporangiem a „vpadlý“ tvar nálevkovitého sporangia. Nicméně, druh *C. banksii* byl popsán na základě odlišného způsobu zachování. Zatímco *C. paranensis* se zachovala ve formě fosílií se zachovalým zuhelnatělým materiálem, fosílie *C. banksii* byly permineralizované. Tyto různé způsoby zachování znemožňují porovnání typových vzorků obou druhů (Gonez & Gerrienne 2010a).

Rod *Steganotheca* Edwards 1970

Popis: Rostlina s bezlistými osami s dichotomickým způsobem větvení. Osy jsou zakončené vertikálně prodlouženými terminálními sporangii, která se u báze zužují. Na vrcholech je patrná struktura čočkovitého tvaru (Edwards 1970).

- ***Steganotheca striata* (Heard 1939) Edwards 1970**

- Tento druh poprvé popsal Albert Heard roku 1939 jako *Cooksonia downtonensis*. Roku 1970 jej D. Edwards pojmenovala jako nový taxon *Steganotheca striata*. Důvodem přearazení rostliny do jiného rodu byl především tvar sporangií, který není pro rod *Cooksonia* typický a nezřetelně rozlišený přechod mezi osou a sporangii (Edwards 1970).

- *S. striata* je specifikována jako rostlina mající holé osy, které jsou minimálně čtyřikrát dichotomicky větvené a zakončené terminálními sporangii. Sporangia jsou při bázi zúžená a jejich tvar je vertikálně protažený. Vrchol sporangií připomíná strukturu čočkovitého tvaru, přičemž na povrchu sporangií je viditelná podélná striae (Edwards 1970).

Rod *Aberlemnia* Gonez & Gerrienne 2010

Popis: Rostlina malého vzrůstu, vyznačující se holými osami a terminálními sporangii kulovitěho až ledvinovitěho tvaru. Osa se větví homobrachiálně a má až tři body větvení. Strany sporangií jsou viditelně zploštělé. Zřetelný přechod mezi osou a sporangiem je pod sporangiem mírně rozšířen. Celé sporangium je rozděleno výtrusnou štěrbinou na dvě stejné části (Gonez & Gerrienne 2010b).

- ***Aberlemnia caledonica* (Edwards 1970) Gonez & Gerrienne 2010**

- Druh byl původně popsán D. Edwards roku (1970) pod názvem *Cooksonia caledonica*. Svým uspořádáním sporangií, se však velmi podobal již popsanému druhu *Sporathylacium salopense*. Jelikož jako *S. salopense* byla popsána pouze nalezená izolovaná sporangia, nebylo možné druh komplexně porovnat s nalezeným sporofytem *C. caledonica*. Z toho důvodu byl druh *C. caledonica* roku 2010 přejmenován na *Aberlemnia caledonica* (Gonez & Gerrienne 2010b).

- Charakteristika druhu je především založena na morfologii sporangií, přičemž šířka kulovitěho sporangia je větší než jeho výška. Pukající štěrba rozděljuje sporangium do dvou stejných částí (Gonez & Gerrienne 2010a).

7 Světový výzkum

Prvním významným průkopníkem v poznání fosilních cévnatých rostlin byl geolog J. W. Dawson, který v polovině 19. století vytvořil rekonstrukci rostliny *Psilophyton princeps* podle nálezů komprimovaných fosilií z devonských hornin z Gaspé Bay v Kanadě. Jeho objev byl však botaniky zprvu kritizován a rostlinu vysvětlovali jako fragment kapradiny, řasu nebo kořenový systém (Taylor & Taylor 1993).

Objev, který následoval, ohromil botaniky i veřejnost a nezpochybnitelně potvrdil existenci cévnatých rostlin již v devonu. Zasloužili si o něj roku 1917 William Lang a Robert Kidston nálezem fosilního rostlinného společenstva na lokalitě Rhynie Chert ve Skotsku. Fosílie rostlin vykazovaly výjimečný typ zachování. Zatímco dosavadní nálezy se sestávaly z komprimovaných uhlikatých fosilií, rostliny z Rhynie Chert jsou permineralizované

s trojrozměrným zachováním v silicifikovaných rohovcích (Kenrick & Crane 1997, Taylor & Taylor 1993). V té době tyto rhyniové rostliny pomohly zaplnit chybějící článek ve fylogenezi mezi mechorosty a kaprad'orosty (Kenrick & Crane 1997).

Za období vzniku prvních cévnatých rostlin byl následně dlouho považován svrchní silur, a to především díky nálezům fosílie rostliny rodu *Baragwanathia* ze siluru Austrálie (Taylor & Taylor 1993). O její objev si zasloužili William H. Lang a Isabel C. Cookson, kdy roku 1935 popsali tuto plavuň ve svrchnosilurských horninách datovaných nálezem graptolita rodu *Monograptus*. Posléze však bylo stáří hornin určeno na spodnodevonské vzhledem k výskytu indexních fosilních mlžů. Každopádně *Baragwanathia* společně s ostatními rostlinami, které byly jednodušší stavby těla, avšak s vytvořeným vodivým systémem, iniciovala názory o pravděpodobném dřívějším vzniku cévnatých rostlin. Nicméně, k vytvoření vodivých pletiv mohlo u rostlin dojít nezávisle několikrát během jejich přechodu na souš (Taylor & Taylor 1993).

7.1 Klasifikace nejstarších cévnatých rostlin

Po publikaci zpráv z lokality Rhynie Chert začalo nálezů fosilií prvních cévnatých rostlin po celém světě rapidně přibývat. Objevovaly se stále nové rody fosilních rostlin, které bylo potřeba zařadit do systému. Z tohoto podnětu vznikla sběrná skupina na úrovni kaprad'orostů - třída Psilophyta, zahrnující řád Psilophytales. Pojem psilophytní rostliny označoval jednoduché rostliny typu *Psilophyton* a *Rhynia*, vyznačující se holými osami s terminálními sporangii. Postupem času se třída zaplňovala stále novými taxony, načež byla patrná jejich velká rozličnost. Pokusy o vytvoření alternativních klasifikací započaly od 60. let 20. století, přičemž nejzásadnější vliv měla klasifikace podle H. P. Bankse. Ta spočívala v rozdělení řádu Psilophytales do tří pododdělení: Rhyniophytina, Trimerophytina a Zosterophyllophytina (Kenrick & Crane 1997).

Stavebně nejjednodušší rostliny nalezneme v pododdělení Rhyniophytina. Jedná se o cévnaté rostliny malého vzrůstu s neolistěnými a dichotomicky větvenými osami, zakončené terminálními sporangii. Původní popis charakteristik skupiny byl sestaven na základě rostlin nalezených v Rhynie Chert – *Rhynia gwynne-vaughanii*, *Horneophyton lignieri*, *Aglaophyton* (*Rhynia*) *major*. Pododdělení Rhyniophytina je parafyletické a představuje to nejproblematictější ze tří pododdělení navržených Banksem. Je to z důvodu, že není možné sestavit jasnou definici, která by shrnula typické vlastnosti rostlin této skupiny.

Žádanými charakteristikami pro definici jsou apomorfnní znaky, což je v tomto případě dichotomické větvení. Komplikace představují znaky symplesiomorfnní (např. absence listů), které definují i mnohem původnější typy i z řad bezcévných rostlin. Důležitým vymezením bylo stanovení pododdělení Rhyniophytina jako cévnatých rostlin. Ze skupiny byly následně odstraněny taxony, u kterých se neprokázala přítomnost tracheid (*Aglaophyton*, *Horneophyton*). Navzdory snahám o uniformitu pododdělení Rhyniophytina (např. odstraněním některých taxonů či vytvoření několika vnitřních skupin), se tato skupina jeví stále více jako heterogenní. Příčinou mohou být různé adaptace pro přechod na souš, vytvořené u jednotlivých typů rostlin, díky kterým některé rostliny se znaky pododdělení Rhyniophytina mají příbuzností blíže k některému ze dvou dalších pododdělení – Trimerophytina a Zosterophyllophytina (Kenrick & Crane 1997).

Druhé pododdělení, Trimerophytina, je předchozí skupině velice podobné, avšak liší se složitějším způsobem větvení a větším vzrůstem rostlin. Osa se dělí do dvou (dichotomicky) či případně do tří větví se spirálovitým rozmístěním bočních větví na hlavní ose. Povrch os bývá hladký, pórovitý nebo s výběžky. Na koncích fertlních os jsou shluky párových sporangií ledvinovitého až protáhlého elipsoidního tvaru. Většina zmíněných znaků je společná i pro ostatní polysporangiophyty, zatímco například terminální shluky párových sporangií jsou charakteristické pro progymnospermy. Navrhuje se, že pododdělení Trimerophytina je také parafyletické. Nejpočetnější rod v tomto pododdělení představuje *Psilophyton* (Kenrick & Crane 1997).

Rostliny pododdělení Zosterophyllophytina jeví znaky podobné plavuním, především co se týče morfologických znaků sporangií. Jednalo se o vývojově pokročilou skupinu rostlin, která dosáhla své největší diverzity v devonu. Pododdělení je charakterizované jako skupina rostlin bylinného vzrůstu s neolistěnými osami a především laterálně umístěnými sporangii. Zosterophyllophytina zahrnuje přibližně 15 rodů, přičemž většina z nich je o monotypická. Podle způsobu zakončení vrcholu osy je pododdělení děleno do dvou neformálních skupin. První je skupina taxonů, jejichž fertlní osy jsou terminálně zakončeny sporangii (např. *Zosterophyllum*). Do druhé skupiny patří taxony, jejichž osy nekončí sporangii (např. *Sawdonia*). Nejpočetnějším rodem je *Zosterophyllum*, který objevil Penhallow roku 1892 ve vzorku z Old Red Sandstone. V současné době je do rodu *Zosterophyllum* zahrnuto přibližně 18 druhů. Za účelem dalšího rozdělení tak početného rodu se snažil Lang vyzorovat rozdílné znaky u zahrnutých druhů. Výsledkem byl vznik dvou podrodů – *Zosterophyllum* a *Platzosterophyllum* (Kenrick & Crane 1997). Zatímco o podrodu *Zosterophyllum* spadají druhy, jejichž sporangia jsou na ose rozmístěna spirálovitě, podrod

Platyzosterophyllum tvoří taxony, jejichž sporangia jsou umístěna na ose do dvou řad (Kenrick & Crane 1997, Taylor et al. 2009).

8 Nálezy makrofosílií silurských cévnatých rostlin

Suchozemské rostliny nejnižšího stupně evoluce se vyznačovaly svou jednoduchou stavbou typu holých, nevětvených či homobrachiálně větvených os. Pro ověření, zda se navíc jednalo o rostlinu cévnatou, je potřeba nálezu fosílie rostliny se zachovalou vnitřní anatomií, což v silurském fosilním záznamu bývá velmi vzácné. Taxonomie je z velké části závislá na celkové morfologii rostliny. Často však mohou být určující také spóry a zbytky kutikuly, pokud jsou zachovány (Kotyk et al. 2002).

Jednou z hlavních částí této bakalářské práce je zmapování světových makrofosílií silurských cévnatých rostlin, které jsou vypsány v přehledu níže. Musí se brát v úvahu, že tento přehled je orientační a jsou zde zmíněny pouze publikované silurské nálezy. Omezením při tvorbě tohoto seznamu byla také nedostupnost některých článků, ve kterých mohla být o daném nálezu zmínka. Sběry materiálu probíhají zpravidla na odkrytých a dostupných lokalitách, proto jsou fosílie silurských rostlin popsány pouze v některých částech světa. Do budoucna je možnost objevit nové perspektivní lokality snad i s větší diverzitou fosílií, avšak nyní mohou být tyto nálezy pro základní přehled o silurských rostlinných společenstvech postačující.

Makrofosílie nejstarších cévnatých rostlin jsou prvně zaznamenány ze spodního siluru (Wenlock), což dokazují nálezy D. Edwards, kdy v Irsku našla fosílie rostliny rodu *Cooksonia*. Staršího datování (svrchní llandovery) je makrofosílie rostliny *Eohostimella heathana*, kterou popsal J. M. Schopf (1966) v pískovcích souvrství Frenchville v USA ve státě Maine. Tento nálezy je však velmi kontroverzní. Špatné zachování zuhelnatělých zbytků bez zachovalé vnitřní anatomie nepotvrzuje, že se jednalo o cévnatou rostlinu. Dále také jednoduchá morfologie rostliny nabádá k tomu, že by mohlo jít o řasu. Vzhledem k těmto aspektům nelze jednoznačně *Eohostimella heathana* označit za cévnatou suchozemskou rostlinu a do následujícího seznamu světových nálezů makrofosílií ji nezahrnu.

1. Irsko (Edwards et al. 1983) - wenlock

Nejstarší fosilní záznam suchozemských cévnatých rostlin s fertilními orgány se zachoval v irském hrabství Tipperary, konkrétně na vrcholu Borrisnoe Mountain. Naleziště leží 1,7 km severovýchodně od města Moneygall. Horniny jsou marinního původu typu pískovců, prachovců a jílovců. Mocnost vrstvy s fosilními zbytky rostlin je 900 m a je ohraničena horizonty s výskytem graptolitů *Monograptus ludensis* a *Monograptus auctus*, což potvrzuje stáří hornin pro spodní silur – wenlock. Výzkum na této lokalitě roku 1981 prováděla D. Edwards, J. Feehan a D. G. Smith. Nálezy představují komprimované zuhelnatělé části os rostlin rodu *Cooksonia*. Dle porovnaných znaků se předpokládá, že jsou mezi nimi formy připomínající tři různé druhy – *Cooksonia pertoni*, *Cooksonia hemispaerica* a *Cooksonia cambrensis*. Oproti nálezu *Eohostimella heathana*, tyto nálezy rostliny rodu *Cooksonia* mají navíc fertilní osy se zachovalými sporangii. Vnitřní anatomické struktury však, včetně nálezu vodivých pletiv, chybí a stejně tak jako u nálezu *Eohostimella heathana* není doložen nesporný doklad o vaskularizaci těchto rostlin, i přestože však v hornině byly macerací objeveny fragmenty připomínající cévám podobné elementy. V nalezených vzorcích převažují osy fertilní, zatímco sterilní osy se vyskytují zřídka. Šířka os se pohybuje od 0,3 do 1,7 mm. Některá sporangia jsou tvarem skoro kulovitá, většina je však horizontálně protaženého tvaru (Edwards et al. 1983).

2. Česká republika (Libertín et al. 2002) – viz Nálezy v České republice

3. Bolívie (Morel et al. 1995) - ludlow

Ačkoliv z vyšších paleo-zeměpisných šířek Gondwany je mnoho nálezů spór ordovického a silurského stáří, nálezů makrofosilií je z této oblasti nedostatek. Fosilní zbytky silurských rostlin na území Bolívie poprvé našli Petriella a Suárez Soruco v roce 1989 (Edwards et al. 2001). Další výzkum proběhl roku 1995, kdy se v souvrství kirusillas v jižní Bolívii podařilo nalézt rostlinné fosílie *Aberlemnia caledonica* ludlowského stáří. Na tomto výzkumu se podíleli E. Morel, D. Edwards a M. Iñiguez Rodriguez. Lokalita leží přibližně 30 km severovýchodně od města Tarija. Nalezené fosílie jsou zachovány ve formě zuhelnatělých zbytků v žlutošedých jílovcích. Velká podobnost ve tvaru sporangií je s druhem *Aberlemnia caledonica*. Nejlépe zachovalý vzorek, o velikosti 12,5 mm, se vyznačuje dvakrát homobrachiálně větvenou osou se třemi terminálními sporangii. Jedno ze sporangií se

nezachovalo celé, proto je změřena pouze jeho výška, která je přibližně 1,3 mm. Zbylá dvě sporangia jsou kulovitěho tvaru o šířce 1,5 mm (Morel et al. 1995). Další výzkum zde prováděli M. Toro, O. Chamon, R. Salguero, a C. Vargas roku 1997. Vybraná lokalita byla položena severněji, konkrétně v departmentu Cochabamba. Jejich nálezy údajně zahrnují fosílie rodu *Hostinella*, *Cooksonia* sp., *Zosterophyllum* sp., *Drepanophycus* sp. a *Rhynia* sp., avšak určení některých vzorků je pochybné (Gensel a Edwards 2001).

4. Velká Británie - Capel Horeb (Edwards a Rogerson 1979) - ludlow

Zuhelnatělé fosílie rostlin rodu *Cooksonia* a *Steganotheca* našli D. Edwards a E. C. W. Rogerson v lomu Capel Horeb ve Walesu. Vzorky pocházejí z vrstvy, která je součástí vrstev Upper Roman Camp, jejichž stáří je podle přidružené fauny určeno jako stupeň ludlow. Většina vzorků je fragmentována a pouze u jednoho lépe zachovalého vzorku je vidět dichotomické větvení, typické pro rod *Cooksonia*. Z materiálu bylo získáno 18 neporušených sporangií, z nichž šest odpovídá znakům *Cooksonia hemisphaerica*. Ve sporangiiích zůstaly zachovány spóry, přičemž některé z nich mají na povrchu trilétní jizvu. Dále se podařilo nalézt jeden výjimečný vzorek sporangia, u něhož se zachoval pouze organický materiál, který dobře znázorňuje vnější stěnu sporangia. Přejchod mezi sporangiem a osou je tedy velmi dobře rozeznatelný a jeví podobnosti s *Aberlemnia caledonica*. Druhým nalezeným typem rostliny v této vrstvě je druh *Steganotheca striata*. Ve vzorcích se *S. striata* rozpozná podle nevětvených os s protaženými terminálními sporangii. Charakteristické je šikmé rýhování sporangií s vytvořenou ztlustlinou čočkovitého tvaru na apexu sporangia. Tracheidy nebyly prokázány ani u jednoho vzorku (Edwards a Rogerson 1979).

5. Kanada - Bathurstův ostrov (Kotyk et al. 2002) - ludlow

Roku 1996 objevil výzkumný tým, složený z Michele E. Kotyk, James F. Basinger, Patricia G. Gensel a Tim A. de Freitas, rostlinné fosílie morfologicky složitějších druhů silurského stáří (ludlow) na Barthusově ostrově v arktické části Kanady. Specifičtější se jedná celkem o nejméně 6 nalezených typů rostlin – cf. *Bathurstia* sp., *Distichophytum* sp., *Macivera gracilis*, *Cooksonia* sp., *Zosterophyllum* sp., *Zosterophyllum* sp. (subgenus *Platyzosterophyllum*). Vyjma původnějšího rodu *Cooksonia*, jsou ostatní druhy běžnější pro období spodního devonu. Tento nález komplexu rostlinných makrofosilií poskytuje cennou

dokumentaci o morfologické rozmanitosti rostlin svrchního siluru. Vzorky pochází z jemnozrnných pískovců z pěti lokalit, přibližně 14 km severně od výzkumné stanice Polar Bear Pass. Z původnějších rostlin byly nalezeny nevětvené či homobrachiálně větvené holé osy přiřazené rodu *Hostinella*. Tloušťka osy je přibližně 1,2 mm. Klasy, dosahující délky 45 mm a šířky až 11 mm (šířka osy klasu je 5 mm), představují již morfologicky složitější rostlinnou stavbu a jsou určeny jako cf. *Bathurstia* sp. Třetím nalezeným rodem je *Distichophyllum*. Ten se vyznačuje dvouřadými klasy a velkou hustotou sporangií. Šířka osy v místě spojení s klasem je 1,1 – 1,2 mm. Klasy dosahují délky 8,2 – 10 mm a šířky dosahující 2,2 - 3,8 mm. Jeden celý klas je složen z 10 – 14 sporangií. Pro čtvrtý nalezený druh, *Macivera gracilis*, jsou typické holé osy, dosahující tloušťky 0,7 až 1 mm, které se směrem k apexu zužují. Větvení je holobrachiální, přičemž větve svírají ostrý úhel 32° - 40°. Pátý typ představují vzorky, které jeví podobnosti s rodem *Zosterophyllum*. Osy jsou homobrachiálně větvené, o šířce 1,9 - 2,4 mm. Nalezené fragmenty však patří více druhům rodu *Zosterophyllum*. Na některých vzorcích jsou zachovány osy, na nichž jsou sporangia uložena po jednom a terminálně. Druhá skupina vzorků představuje osy cca 1 mm široké se shluky o počtu nejméně 27 sporangií. Třetí typ se vyznačuje dichotomicky větvenými osy, po jejichž délce jsou ve dvou řadách uložena sporangia a řadí se tedy do podrodu *Platyzosterophyllum*. Jako poslední typ nalezené rostliny je představován pravděpodobně rodem *Cooksonia*. Nalezen byl pouze jeden vzorek, na kterém jsou viditelné dvě holé osy s terminálními kulovitými sporangii (o šířce 3 – 3,2 mm). Přestože způsob větvení se nezachoval, odhaduje se rod *Cooksonia* podle typického homobrachiálního větvení (Kotyk et al. 2002).

6. Austrálie (Tims & Chambers 1984) - ludlow

Roku 1984 publikovali J. D. Tims a T. C. Chambers nový druh silurské rostliny rodu *Salopella*. Rostlinné fosílie druhu *Salopella australis* byly nalezeny v silničním zářezu Limestone Road, přibližně 2 km jihovýchodně od města Yea v australském státě Victoria. Krom této rostliny zde byly objeveny druhy *Hedeia* sp., minimálně jeden druh ze skupiny *Zosterophyllophytina*, *Baragwanathia longifolia* a minimálně jeden další druh plavuní. Fosílie byly získány z tenké vrstvy jílovců na vrcholu souvrství yea. Naleziště je součástí lokalit tzv. „Lower Plant Assemblages“, jejichž pravděpodobné stáří určil Garrat na základě výskytu druhů graptolitů (*Pristograptus dubius*, *Bohemograptus* sp. a *M. aff. uncinatus uncinatus*) jako svrchní silur (ludlow). Ohledně geologického stáří „Lower

Plant Assemblages“ se vedou diskuse a proto nelze lokalitu s jistotou označit za stupeň ludlow. Hlavním argumentem je přítomnost stejných taxonů rostlin také ve vrstvách „Upper Plant Assemblages“ ze spodního devonu (prag/ems). Pokud by bylo datování pro „Lower Plant Assemblages“ jako svrchní silur (ludlow), znamenalo by to, že některé taxony rostlin mohly jako zcela nezměněny existovat po více než 20 milionů let. Výskyt rostliny rodu *Salopella* v Austrálii je v tomto případě zajímavostí, jelikož nálezy byly předtím známy pouze ze severní polokoule. Zachování fosilií je většinou ve formě kompresí, některé jsou však pouze ve formě otisků. Spóry nebyly nalezeny a nebyly zachovány ani buněčné struktury. Nalezeny byly pouze zbytky pravděpodobných vodivých pletiv. Relativně velké části os (do 400 mm) naznačují, že rostlinné části nebyly transportovány vůbec nebo se jednalo o transport na velmi malou vzdálenost. Osy *Salopelly* na vzorcích dosahují šířky přibližně 0,9 – 2,4 mm. Délka sporangií je 6,5 – 14 mm a šířka 1,3 – 2 mm (Tims, Chambers, 1984).

7. Bolívie (Edwards et al. 2001) – ludlow/přídolí

Podle fertilního vzorku roku 1995 E. M. Morel určil druh *Aberlemnia caledonica*. Následoval rozsáhlejší výzkum, který prováděla D. Edwards, E. M. Morel, F. Paredes, D. G. Ganuza a A. Zúñiga. Výzkumná oblast se nachází v departmentu Tarija, kde ze souvrství lipeón (původně kirusilla) v jižní části Bolívie byly na dvou lokalitách odebrány vzorky. Vrstvy jsou tvořeny prachovci, jílovci a pískovci, jejichž stáří se odhaduje na svrchní silur (ludlow – přídolí). První lokalitou je profil kolem řeky Jarcas v Negra Muerta v Sella valley, ležící přibližně 18 km severovýchodně od města Tarija. Druhou je lokalita u silniční cesty v Padcaya, cca 40 km jižně od města Tarija. Většinou se jedná o fragmentované fosílie se zachovalou uhelnou hmotou nebo otisky. Některé větvené sterilní osy byly přiřazeny rodu *Hostinella*. Nejlépe zachovalé fosílie představují dichotomicky větvené osy zakončené sporangii, které se podobají druhu *Aberlemnia caledonica*. Nálezy izolovaných sporangií jsou tvaru kulovitého (cf. *Cooksonia cambrensis*, *Cooksonia hemispaerica*), vertikálně protaženého (cf. *Tarrantia*) nebo laterálně rozšířeného (cf. *Cooksonia pertoni*). Pohárovitá či nálevkovitá sporangia připomínají morfologií rod *Steganotheca* nebo *Culullitheca*. Většina sterilních os je o šířce menší než 1 mm. Větvení u sterilních os je zde výjimečné a většina větvených vzorků má pouze jedno místo větvení. Běžně se holé, sterilní a homobrachiálně větvené osy přiřazují rodu *Hostinella*. Tyto vzorky však nemají zachovalou buněčnou strukturu a mohou být přiřazeny jak k bezcévným rostlinám, tak k cévnatým rostlinám jako je například rod *Cooksonia*. Jeden z nejkompletnější

zachovalých vzorků byl nalezen v nejmladší vrstvě sekvence, kde jsou sterilní osy vzácné. V počtu pěti (potenciálně šesti) sporangií, které byly na vzorku zachovány, se předpokládá, že všechny patřily stejné rostlině. Tři jsou spojeny homobrachiálním větvením o délce 12,5 mm a o dvou místech větvení. Druhý nejkompletnější vzorek zachycuje terminální sporangia lišící se svým tvarem. Levé sporangium je kulovitěho tvaru o šířce 1,4 mm a pravé sporangium příčně prodloužené o velikosti 1,79 x 1,5 mm. Oba vzorky jsou jednoznačně přiřazeny rodu *Cooksonia*. Na lokalitě Jarkas jsou fosílie převážně typu krátkých os a vzácných izolovaných sporangií, zachovalých ve formě uhlíkatých kompresí, ve kterých některé buňky byly impregnovány sloučeninami železa a oxidovány v limonit. Na druhé lokalitě Padcaya jsou fosílie zachovány podobným způsobem s rozdílem, že v místech akumulace šupin slidy docházelo k nahrazení původně černé barvy zuhelnatělého materiálu hnědým železitým zbarvením (Edwards et al. 2001).

8. Velká Británie – Freshwater East (Edwards 1979) - přídolí

V britském hrabství Pembrokeshire, konkrétně ve Freshwater East, nalezla D. Edwards fosílie rostlin rodu *Cooksonia* a *Hostinella* a popsala nové druhy – *Cooksonia cambrensis* a *Tortilicaulis transwalliensis*. Vzorky byly odebrány z šedozelených pískovců, jejichž stáří je určeno pro svrchní silur (přídolí). Fosílie jsou zachovány jako zuhelnatělé zbytky organického materiálu. Většina vzorků vykazuje znaky, které odpovídají rodu *Cooksonia*, avšak vzhledem k fragmentaci vzorků a hůře rozeznatelné morfologie rostlin je obtížné přiřazení ke konkrétním druhům. U některých kompletnějších vzorků jsou zachována terminální sporangia kulovitěho tvaru, která jeví podobnosti s *Cooksonia pertoni* a sporangia kulovitěho protáhlého tvaru, které jsou podobné druhu *Cooksonia hemisphaerica*. Holotyp nově popsaného druhu *Cooksonia cambrensis* se vyznačuje dichotomicky větvenými holými osami šířky 0,06 – 0,5 mm, které jsou zakončeny terminálními sporangii. Tvar sporangií holotypu je kulovitý až protažený o šířce pohybující se v rozmezí 0,35 – 1,77 a délce 0,3 - 1,3 mm. Zatímco u druhů *C. hemisphaerica* a *C. pertoni* je přechod mezi osou a sporangiem mírně rozšířen, osa u *C. cambrensis* je bez viditelného rozšíření. Druhým nově popsaným druhem je *Tortilicaulis transwalliensis*. Fosílie se vyznačují nevětvenými holými tlustými osami o šířce 0,1 – 0,4 mm a délce alespoň 10 mm s vytvořenými terminálními sporangii. Některé osy jsou viditelně vřetenovitěho tvaru. Poměr délky ku šířce os je 2-3 : 1. Sporangia mají protažený tvar se zřetelným apexem variabilního tvaru. Svou morfologií se *Tortilicaulis* podobá játrovce. D. Edwards v práci vzorky porovnávala se sporofytem játrovky *Pellia epiphylla*,

kteřá by mohla jevit podobnosti právě s *Tortilicaulis*. U rostlin nebyly nalezeny tracheidy či náznaky po cévních svazcích, nemůže se tedy potvrdit ani vyloučit, že rostliny byly cévnaté (Edwards 1979).

9. Velká Británie – Capel Horeb (Edwards a Rogerson 1979) - přídolí

O nálezu *Cooksonia* sp. v lomu Capel Horeb referuje D. Edwards a E. C. W. Rogerson (1979). Jedná se o tentýž článek, ve kterém byly popsány již zmíněné fosílie z vrstev Upper Roman Camp. Fosílie *Cooksonia* sp., které budou dále popisovány, pocházejí také z lomu Capel Horeb, avšak jsou z hornin Long Quarry Beds, odpovídající stáří stupně přídolí. První vzorek představuje typicky dichotomicky větvenou osu zakončenou terminálními sporangii. Velikost fosílie je 17 mm a šířka os se pohybuje od 0,3 do 0,35 mm. Sporangia jsou oválného tvaru. Sporangium pravé osy dosahuje šířky 1,2 mm a výšky 0,9 mm. Zachování druhého sporangia není kompletní. Fosílie jeví podobnosti s Langovými původními vzorky *Cooksonia pertoni*, avšak více se shoduje se znaky vzorku *Cooksonia* sp. popsané Obrhelem roku 1962 (viz Obr. 8, 9), proto je i tento vzorek určen jako *Cooksonia* sp. Znaky druhého vzorku se poněkud liší od typických znaků rodu *Cooksonia*. Osy postrádají klasické dichotomické větvení a hlavní osa se větví ve třech bodech nad sebou. Celková velikost fosílie je 5,5 mm, přičemž šířka hlavní osy je 0,2 mm. Přestože tvar sporangií by mohl odpovídat druhu *Cooksonia hemisphaerica*, je tento vzorek ponechán jako neurčený (Edwards a Rogerson 1979).

10. Kanada a USA (Edwards et al. 2004) - přídolí

Výjimečný způsob zachování silurských rostlin (*Cooksonia*, *Hostinella*) je znám ze skupiny Bertie Group v kanadské provincii Ontario a americkém státě New York. V porovnání s ostatními nalezišti, kde vrstvy nesoucí fosílie jsou často tvořeny klastickými sedimenty, je v tomto případě fosiliferní horninou jemnozrnný dolomit. Výzkum této oblasti prováděla D. Edwards, H. P. Banks, S. J. Ciuřca Jr. a R. S. Laub. Prvním člověkem, který učinil první jednoznačný nález rostliny rodu *Cooksonia* silurského stáří (přídolí) na území Severní Ameriky byl roku 1973 H. P. Banks. Rostlinná fosílie ve formě otisku v dolomitové matrix byla objevena právě v souvrství bertie ve státě New York. Přestože nálezy silurské flóry na Bathurstově ostrově v Kanadě zahrnují fosílie rostlin rhyniového typu, nebyla u nich prokázána jednoznačná příbuznost s rodem *Cooksonia*. Sběr nového materiálu se uskutečnil na celkem šesti lokalitách. První lokalitou byl lom Ridgemount Quarry South ve Fort Erie,

přibližně 11 km západně od řeky Niagara v Ontariu. Vzorky s komprimovanými uhlíkatými zbytky rostlin rodu *Cooksonia* sp. a *Hostinella* sp. zde našel Samuel J. Cieurca. Zásadou téhož sběratele jsou také další nálezy *Cooksonia* sp. a *Hostinella* sp. v suti ze silničního zářezu na Spohn Road v Passage Gulf ve státě New York. Jako třetí lokalita byl vybrán bývalý lom Bennett Quarry ve městě Buffalo státu New York, kde se opět S. J. Cieurca zasloužil o další nález *Hostinella* sp.. Čtvrtou lokalitou pro S. J. Cieurca byl výkop na silnici Brompton Road, Sheridan Drive ve státě New York, opět s nálezem *Hostinella* sp.. Pátá lokalita se nachází v silničním zářezu v Passage Gulf, přibližně 4,8 km severovýchodně od města Cedarville státu New York. Na tomto místě objevil J. Wells vzorek s *Cooksonia* sp.. Poslední lokalitou byl lom Campbell's Quarry ve Fort Erie v Ontariu (nyní znám jako Ridgemount Quarry North), jižně od silnice Bolton Road a západně od Ridgemount Road. Rod *Hostinella* na této lokalitě objevil Michael Sojka. Veškeré fosílie byly zachovány jako zuhelnatělé zbytky na dolomitové matrix. Podle kulovitěho tvaru sporangií jeví jeden druh příbuznost k *Cooksonia hemisphaerica* Lang a zbylé se sporangii protáhlého tvaru mohou být druhu *Cooksonia pertoni*, případně také *Cooksonia paranensis* nebo *Cooksonia bohemia*. Osy rostlin rodu *Cooksonia* dosahují šířky od 0,75 do 2,2 mm a velikost sporangií je 1,4 až 2,8 mm šířky a více než 0,95 až 2 mm výšky. Na základě nálezů *Eurypteris remipes lacustris* a *Eurypteris remipes remipes* bylo určeno stáří fosílií pro svrchní silur (přídolí). Přidružené asociace eurypteridů jsou indikátory sladké či brakické vody, proto se uvažuje, že samotné ukládání sedimentu probíhalo v mělkovodním prostředí laguny. Rostliny byly společně s faunou zřejmě splachem transportovány do moře, kde byly pohřbeny sedimenty. Zachování rostlinných fosílií ve vápencích mohlo být způsobeno díky hypersalinitě vody, což zabraňovalo aktivitě rozkladačů a bakterií (Edwards et al. 2004).

11. Polsko (Bodzioch et al. 2003) - přídolí

Rostlinné fosílie v polském siluru poprvé objevil roku 1958 Tomczyk. Tyto fosílie však nebyly v té době publikovány. Cílený výzkum polské silurské flóry teprve roku 2003 podnikli A. Bodzioch, W. Kozłowski a A. Popławska v oblasti Svatokřížských hor. Lokalita se konkrétně nachází na západním okraji vesnice Winnica v údolí řeky Słupianka pod malým vodopádem, přibližně 1,5 km severovýchodně od centra Nowa Słupia. Oba svahy údolí jsou tvořeny světle zelenými jílovitými břidlicemi, jílovci a prachovci. Fosílie rostlin pocházejí z vrstev uložených nad souvrstvím winnica. Pomocí fauny (*Acaste dayana*,

Leonaspis bidentata), vyskytující se ve vrstvách společně s rostlinnými zbytky, bylo možné určit, že se jedná o svrchní silur (báze přídolí). Zatímco ve vrstvách pískovců a břidlic fosílie téměř zachovány nejsou, v prachovcích a jílovcích jsou velmi četné. Obvyklé zachování fosílií je zde ve formě zuhelnatělých otisků, fragmentů os a izolovaných sporangií. Méně často jsou zachovány jako otisky pokryté navíc tenkou vrstvou oxidů železa a manganu. Tato sekundární mineralizace také způsobuje na některých vzorcích zdánlivé nepravidelnosti ve struktuře os. Bylo nasbíráno kolem 180 vzorků, přičemž z nich pouze 20 vzorků větších rozměrů je kompletněji zachovalých. Pro příklad jeden kompletní vzorek s dichotomicky větvenou osou se zachovalým terminálním oválným sporangiem (1,98 x 1,65 mm) dosahuje délky 6,6 mm, přičemž šířka hlavní osy je 0,55 mm. Na základě těchto vlastností se jedná s největší pravděpodobností o rod *Cooksonia*. Dobře zachovalá morfologie, odpovídající rodu *Cooksonia*, jsou také u mnoha dalších vzorků. Nicméně absence sporangií na těchto vzorcích znemožňuje s jistotou určit vzorky jako rod *Cooksonia* určit. Ostatní sterilní osy, připisované rodu *Hostinella*, jsou dichotomicky větvené. Délka se pohybuje od 3,6 do 8 mm, přičemž šířka hlavní osy 0,22 - 1,55 mm a o šířce boční osy dosahuje 0,1 mm. (Bodzioch et al. 2003).

12. Česká republika (Obrhel 1962, Schweitzer 1980) – viz Nálezy v České republice

13. Čína (Chong-Yang et al. 1993) - přídolí

Proslulá lokalita leží v severní části provincie Xinjiang na severu Číny, konkrétně v souvrství Wutubulake. Hlavní naleziště se nachází v Mongkelu, přibližně 18 km východně od Wutubulak v regionu Hoboksar. Vrstvy bohaté na rostlinné fosílie jsou tvořeny žlutohnědými vápnitými a tufitickými jemnozrnnými pískovci s čočkami vápence. Fosílie zde byly poprvé objeveny během stratigrafického průzkumu roku 1973 týmem z Bureau of Geology v provincii Xinjiang a Geological Institute, Academy of Sciences v Pekingu. Dou Ya-Wei následně ze vzorků určil nový taxon *Junggaria spinosa* (*Cooksonella sphaerica*), nové druhy *Salopella xinjiangensis* a *Sciadophyton pristinum* společně s *Zosterophyllum* sp.. Ve spolupráci se Z. H. Sun prováděl Dou z téže vrstvy rozsáhlejší sběr materiálu. Kromě zástupců řas byly dodatečně objeveny fosílie psilofyt, fragmenty plavuní a rod *Hostinella*. Nový výzkum souvrství Wutubulake začal roku 1985 Cai Chong-Yang se svými kolegy. Výsledkem bylo množství dalších vzorků zahrnující také nálezy graptolitů, potřebných ke korelaci. Určení pro svrchní silur (přídolí) bylo především díky nálezům *Monograptus anerosus* a *Monograptus mironovi*. Fosíliemi jsou zbytky

organické rostlinné hmoty. Největším úspěchem výzkumu Dou Ya-Wei měl být nález nového taxonu *Junggaria spinosa*. Cai Chong-Yang je však názoru, že se jedná o již objevený druh *Cooksonella sphaerica* z Kazachstánu. Ta představuje rostlinu s rovnými osami, posetými jemnými trichomy, s homobrachiálním nebo pseudomonopodiálním větvením. Terminální sporangia jsou větších rozměrů kulovitého či protaženého tvaru s tlustou dvouvrstevnou stěnou. Ačkoliv byla rostlina podobná znaky rodu *Cooksonia*, lišila se od ní pseudomonopodiálním způsobem větvení a trichomy. Objevitelka rostliny M. A. Senkevitch tedy určila nový rod *Cooksonella*. Druhým nově nalezeným druhem, který učinil Dou, je *Salopella xinjiangensis*. Ta se podle původního vzorku vyznačuje rovnými osami (o šířce 0,3 – 1 mm) a sporangii. Ostrý přechod mezi osou a sporangiem odlišuje *Salopella xinjiangensis* od ostatních rodu *Salopella*. Některé fragmenty holých sterilních os jsou opět řazeny do rodu *Hostinella*. Zachování jemných výrůstků u některých rostlin značí transport na krátkou vzdálenost. Na povrchu některých os jsou zářezy, ve kterých jsou výjimečně zachována místa ukazující vnitřní podlouhlé buňky cévního systému (Chong-Yang et al. 1993).

9 Nálezy v České republice

O první nálezy silurské flóry na našem území si významněji zasloužil Joachim Barrande. Jeho zájem však byl zaměřen více na fosilní faunu a nalezené rostlinné fosílie byly uloženy v jeho sbírkách jako pravděpodobné fosílie řas. Barrandovy sbírky byly následně objeveny při stěhování sbírek Národního muzea (Kvaček & Kraft 2015). Celkem 20 vzorků z Barrandových sbírek pochází z lokality Loděnice-Černidla, na které byly také nalezeny nejstarší makrofosilní zbytky cévnatých rostlin na našem území (Libertín & Kvaček 2014).

V České republice jsou naleziště fosílií silurských cévnatých rostlin rozmístěny v oblasti pražské pánve. Dále se podrobněji zmíním o vzorcích, které byly již publikovány. Jedná se celkem o šest nálezů, které jsou popsány ve třech publikacích. Stratigrafické zařazení nálezů je vyznačeno na Obr. 1.

CHRONO-STRATIGRAFIE		BIOSTRATIGRAFIE	LITOSTRATIGRAFIE
SILUR	PŘÍDOLÍ	M. transgrediens	Požárské souvrství
		Inferzone	
		M. perneri	
		level with M. beatus	
		M. bouceki	
		M. lochkovensis	
		level with M. pridoliensis	
		M. ultimus	
	LUDLOW	M. parultimus	Kopaninské souvrství
		M. fragmentalis	
		nestanoveno	
		M. fritschi linearis	
	GORSTIAN	M. chimaera	Motolské souvrství
		C. colonus (N. nilssoni)	
		M. ludensis	
		levels with G. nassa	
	WENLOCK	M. dubius parvus	Litohlavské souvrství
		C. lundgreni	
		T. testis	
		C. radians	
	SHEINWOODIAN	C. perneri / C. ramosus	Želkovické souvrství
		C. rigidus	
		M. belophorus	
		M. dubius dubius	
	TELYCHIAN	M. riccartonensis	Želkovické souvrství
		C. murchisoni	
		C. centrifuus	
		C. insectus	
	AERONIAN	S. grandis	Želkovické souvrství
		O. spiralis	
		M. tullbergi	
		M. griestoniensis	
	RHUDDANIAN	P. crispus	Želkovické souvrství
		S. turriculatus	
		R. linnaei	
		M. sedgwickii	
	RHUDDANIAN	D. convolutus	Želkovické souvrství
		D. simulans	
		D. triangulatus - D. pectinatus	
		C. cyphus	
	RHUDDANIAN	C. vesiculosus	Želkovické souvrství
		A. ascensus - A. acuminatus	

Obr. 1 Stratigrafické zařazení českých nálezů makrofosílií silurských cévnatých rostlin

Číslo značí očíslované publikace: 1 – Libertín et al. 2002, 2 – Schweitzer 1980, 3- Obrhel 1962 (stratigrafie siluru pražské pánve převzata z Chlupáč et al. 1998).

1. Loděnice (Libertín et al. 2002)

Nejstarší nálezy suchozemských cévnatých rostlin na území České republiky popisují Milan Libertín, Radek Labuť a Jiřina Dašková ve svém článku z roku 2002. Jedná se o dva vzorky rostlinných fosílií se zachovalým organickým materiálem, které svou morfologií odpovídají rostlině rodu *Cooksonia*. Nálezy pocházejí z vrstev vápenců a prachovců motolského souvrství na lokalitě Loděnice-Černidla (Libertín et al. 2002). Pomocí

vyskytujících se asociací graptolitů druhu *Monograptus belophorus* a trilobita *Miraspis mira* v těchto vrstvách byly nálezy určeny do období spodního siluru (spodní wenlock) (Libertín & Kvaček 2014).

***Cooksonia* sp.** (Obr. 2, 3)

Popis: Na fragmentu lze vidět osu s dichotomickým větvením, jejíž fertilní část je zakončena terminálním sporangiem. Délka spodní širší osy je 35 a její šířka činí 2 mm. Boční osy dosahují délky přibližně 15 mm. Osa je směrem do pravého bočního ramene dvakrát dichotomicky větvená. Na protiotisku je zachováno druhé sporangium. Tento vzorek byl nalezen volně v sutí (Libertín et al. 2002).

Velmi výrazná je tloušťka os i velikost sporangií. Přechod mezi osou a sporangiem je pouze slabě naznačen a nelze jej použít jako znak pro určení druhu. Sporangium na obrázku 2 není kompletní, avšak lze odhadnout kulatý až kulovitý tvar, kterému odpovídá také sporangium na obrázku 3.



Obr. 2 *Cooksonia* sp. (Foto: Milan Libertín)



Obr. 3 *Cooksonia* sp.. – protiotisk (Foto: Milan Libertín)

cf. *Cooksonia* sp. (Obr. 4)

Popis: Tento vzorek zachycuje rozvětvenou osu bez zachovalých sporangií. Levé rameno osy je větveno dichotomicky s nápadnou třetí osou, která větvenou část pouze překrývá. Spodní část osy měří 12 mm a délka bočních větvených os je 5-10 mm (Libertín et al. 2002).

Jelikož na ose nejsou zachována terminální sporangia, která jsou často jediným určujícím znakem pro rostliny rodu *Cooksonia*, nelze vzorek jednoznačně zařadit pod rod či druh. Zpravidla přiřazování sterilních os k příslušným taxonům je problematické. Na rozdíl od typických úzkých os, charakterizující rod *Cooksonia*, jsou tyto osy výrazně silněji vyvinuty.



Obr. 4 cf. *Cooksonia* sp. (převzato z Libertín et al. 2002)

2. lom Kosov u Berouna (Schweitzer 1980) – *Cooksonia bohemica*

V květnu roku 1973 našel údajně Hans-Joachim Schweitzer v lomu Kosov fosílii patrně celistvého rostlinného sporofytu rodu *Cooksonia*. Rostlina zcela svými znaky neodpovídala dosavadním objeveným druhům a na základě toho popsal Schweitzer roku 1980 nový druh *Cooksonia bohemica*. Vzorek pochází opět ze zóny *Monograptus ultimus*, což odpovídá svrchnímu siluru (báze přídolí). V práci Schweitzer zmiňuje podobnost s nálezem J. Obrhela (vzorek D-479, ? *Cooksonia* sp.) a předpokládá, že se jedná o tentýž druh, tedy *Cooksonia bohemica* (Schweitzer 1980).

***Cooksonia bohemica* Schweitzer (Obr. 5)**

Materiál: holotyp, č. JE-Sch0260A, coll. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm

Popis: Zmíněnou fosílii představuje bohatě větvený sporofyt o velikosti přibližně 3,5 cm s četnými terminálními sporangii. Šířka bočních os činí přibližně 1 mm a délka mezi jednotlivými větveními osy je přibližně velikosti 1 cm. Sporangia jsou ledvinovitého až kulovitěho tvaru o velikosti menší než 1 mm. U některých os lze pozorovat vodivý svazek (Schweitzer 1980).

V porovnání s jinými druhy má *Cooksonia bohemica* velmi silné osy a nesrovnatelně bohaté větvení. Avšak, většinu celkově nalezených rostlinných fosílií rodu *Cooksonia* představují pouze fragmenty, je tedy obtížné hojnost větvení tohoto nálezu oproti ostatním porovnat.



Obr. 5 *Cooksonia bohemica* Schweitzer, holotyp, č. JE-Sch0260A (coll. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm)

3. lom Kosov u Berouna (Obrhel 1962)

V článku „Die Flora der Přídolí-Schichten (Budňany-Stufe) des mittelböhmisches Silurs“ z roku 1962 popisuje Jiří Obrhel tři nálezy uhlíkatých rostlinných fosilií rodu *Cooksonia* z požárského souvrství lomu Kosov. Vzorky k publikaci byly J. Obrhelovi zapůjčeny ze sbírek Národního muzea. Nálezy stratigraficky odpovídají zóně výskytu graptolita *Monograptus (Pristograptus) ultimus*, dokládajícího svrchní silur (báze přídolí). Ve sbírkách Národního muzea mají vzorky označení: D-475, D-477, D-479 (Obrhel 1962).

***Cooksonia cf. hemisphaerica* Lang (Obr. 6, 7)**

Materiál: č. D-475; coll. Národní muzeum

Popis: Dlouhá osa s dichotomickým větvením, zakončena terminálními sporangii kulatého až kulovitého tvaru. Šířky os se pohybují od 0,9 do 1,3 mm. Fertilní osy se směrem ke sporangiím zužují a jejich šířka činí pouze 0,25 až 0,40 mm. Zachována zůstala tři sporangia, jejichž výška (0,8 – 1,2 mm) je větší než šířka (0,7 – 1 mm) a jsou tedy spíše

oválného tvaru. Velikost a tvar sporangií odpovídá charakteristice druhu *Cooksonia hemisphaerica* (Obrhel 1962).

Velmi nápadné u tohoto vzorku je několikanásobně dichotomicky větvená osa. Ačkoliv v popisech rodu *Cooksonia* se uvádí až trojnásobné dichotomické větvení, v tomto případě je osa viditelně větvena až pětkrát.



Obr. 6 *Cooksonia* cf. *hemisphaerica* (Foto: Milan Libertín)



Obr. 7 *Cooksonia* cf. *hemisphaerica* (Foto: Milan Libertín, vzorek v technickém lihu)

***Cooksonia* sp.** (Obr. 8, 9)

Materiál: č. D-477, protiotisk D-476; leg. B. Bouček 1942, coll. Národní Muzeum

Popis: Vzorek představuje fragment dichotomicky větvení se osy s jedním zachovalým terminálním sporangiem. Spodní širší osa dosahuje šířky 1,2 mm a boční fertilní osa je o šířce Na spodní ose jsou viditelné cca 37-55 μm široké buňky, dokazující cévnatou rostlinu. Sporangium je kulovitěho tvaru (2mm x 1,9 mm). Podle znaků by nález mohl odpovídat druhu *Cooksonia pertoni* (Obrhel 1962).

Na širší ose jsou výjimečně zachovány fragmenty tmavšího pletiva, které by mohly představovat stopy po cévním svazku. Deformace boční fertilní osy komplikuje představu o morfologii rostliny.



Obr. 8 *Cooksonia* sp.



Obr. 9 *Cooksonia* sp.

***Cooksonia bohémica* Schweitzer (Obr. 10, 11)**

Materál: č. D-479; leg. B. Bouček 1942, coll. Národní muzeum

Popis: Jedná se o fragment větvených os s větším počtem zachovalých terminálních sporangií. Zatímco spodní nejširší osa, o šířce 1 mm, se jeví jako dichopodiálně větvená, boční osy se větví dichotomicky a jejich šířky se pohybují od 0,5 do 0,9 mm. Na levé boční ose je nápadná zóna tmavšího materiálu o šířce 0,2 mm, který mohl představovat cévní svazek. Sporangia jsou kulovitého tvaru o větší šířce než je jejich výška (Obrhel 1962). Naměřené šířky sporangií jsou zaznamenány v tabulce (Tab. 1), související se nákresem vzorku (Obr. 12).

V článku, kde Schweitzer (1980) popisuje druh *Cooksonia bohémica*, se zmínil o podobnosti svého nálezu se vzorkem (pod označením D-479) J. Obrhela (1962). Schweitzer si byl jistý, že vzorek Obrhela, popsáný původně jako *Cooksonia* sp., je zástupcem druhu *Cooksonia bohémica*.

Při depozici rostliny došlo zřejmě k mírné deformaci a překryvu fertilních os, což zapříčinilo, že osy a sporangia mohou zdánlivě splývat. Přesto se osy jeví silnějšího charakteru, což není u rodu *Cooksonia* typické. Exemplář by mohl odpovídat druhu

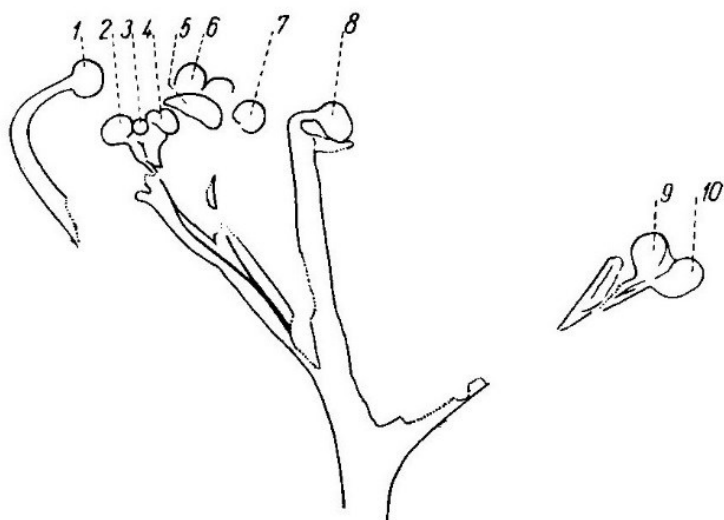
Cooksonia bohémica, který později popsal Schweitzer (1980) z téže lokality. Oproti zbytku rostliny jsou sporangia tvořena tlustší vrstvou zuhelnatělého materiálu, který by mohl být využit ke zjištění přítomnosti spor pomocí macerace.



Obr. 10 *Cooksonia bohémica*



Obr. 11 *Cooksonia bohémica* - detail sporangií



Obr. 12 Schématický nákres *Cooksonia* sp. vzorku D-479 (převzato z Obrhel 1962)

Sporangium č.	Šířka sporangií	Tloušťka stěny sporangia
1.	1,2 : 0,7 mm	-
2.	1,0 : 0,7 mm	82 μ m
3.	-	-
4.	1,2 : 0,7 mm	91 μ m
5.	1,9 : [0,7 mm (necelé)]	-
6.	-	-
7.	1,0 : 1,0 mm	-
8.	1,3 : 0,9 mm	-
9.	1,4 : 1,0 mm	-
10.	1,5 : 1,0 mm	-

Tab. 1 Šířka sporangií *Cooksonia* sp. ze vzorku D-479. Číslování sporangií podle Obr. 11 (podle Obrhel 1962)

10 Diskuse

Fosilní záznam nejstarších cévnatých rostlin se projevuje výrazným nepoměrem bohatosti mikrofosilního záznamu oproti makrofosilnímu. Poměrně-li množství spór vyprodukovaných rostlinou, je jednoznačnou výhodou spór jejich obal z rezistentního sporopolleninu. Naopak nízký potenciál pro zachování sporofytů nejstarších suchozemských rostlin potvrzuje vzácnost nálezů makrofosílií. Potenciál pro fosilizaci se u rostlin zvýšil vytvořením mechanicky pevnějších pletiv. To však neplatí pro bezcévné rostliny, jejichž tělo je stále tvořeno stélkou. Z tohoto důvodu může být například porovnání četnosti cévnatých rostlin a mechorostů ve fosilním záznamu značně neobjektivní. Výzkumy, zaměřené na rostlinné fosílie, se provádějí na přístupných a většinou již odkrytých lokalitách. Rostlinné taxony, které představují nalezené makrofosílie, by se proto neměly považovat za typické fosilní společenstvo rostlin v daném období.

11 Závěr

Česká republika si ve světovém rámci drží přední místo mezi nálezy mikro i makrofosílií nejstarších cévnatých rostlin. Světově nejstarším dokladem fosilních spór již ze středního ordoviku, který by mohl představovat první záznam suchozemských rostlin, je nález Milady Vavrdové z roku 1984. Publikovaných nálezů makrofosílií na našem území máme pouze šest. Referuje o nich Obrhel (1962) a Schweitzer (1980) a Libertín et al. (2002).

Makrofosílie nejstarších cévnatých rostlin se začaly ve fosilním záznamu objevovat ve spodním siluru. Ačkoliv bylo publikováno mnoho nálezů pravděpodobné silurské „flóry“, u většiny z nich chybí důkaz o přítomnosti pravých pletiv a cévních svazků (např. *Eohostimella heathana*). Za první jednoznačné makrofosílie nejstarších cévnatých rostlin jsou považovány nálezy rodu *Cooksonia* ze stupně Wenlock, které v Irsku objevila D. Edwards (1983). U některých druhů rostlin rodu *Cooksonia* byla potvrzena přítomnost tracheid a *Cooksonia* je tedy obecně uznávána za cévnatou rostlinu. V této práci jsem se snažila přiblížit anatomii a morfologii nejstarších cévnatých rostlin spojením popsaných obecných znaků cévnatých rostlin v úvodu práce a detailnějšího popisu jednotlivých nálezů makrofosílií silurských rostlin. Dosavadní poznatky ohledně anatomie a morfologie nejstarších cévnatých rostlin zdaleka nejsou úplné a jsou předmětem probíhajících výzkumů.

12 Literatura:

- Alters, S., Alters, B.J. 2006. *Biology: understanding life*. 864 pp. Wiley, New Jersey.
- Bodzioch, A., Kozłowski, W., Poplawska, A. 2003. A *Cooksonia*-type flora from the Upper Silurian of the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Paleontologica Polonica*. 48(4), 653-656.
- Chong-Yang, C., Ya-Wei, D. & Edwards, D. 1993. New observations on a Pridoli plant assemblage from north Xinjiang, northwest China, with comments on its evolutionary and palaeogeographical significance. *Geological Magazine* 130, 155-170.
- Edwards, D. 1970. Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain. *Paleontology* 13, 61-451.
- Edwards, D. 1979. A late Silurian flora from the Lower Old Red Sandstone of south-west Dyfed. *Paleontology* 22, 23-52.
- Edwards, D., Banks, H.P., Ciurca, S.J. Jr. & Laub, R.S. 2004. New Silurian cooksonias from dolostones of north-eastern North America. *Botanical journal of the Linnean Society* 146, 399-413.
- Edwards, D., Feehan, J. & Smith, D.G. 1983. A late Wenlock flora from Co. Tipperary, Ireland. *Botanical journal of the Linnean Society*. 86, 19-36.
- Edwards, D., Morel, E.M., Paredes, F., Ganuza, D.G. & Zuniga, A. 2001. Plant assemblages from the Silurian of southern Bolivia and their palaeogeographic significance. *Botanical journal of the Linnean Society*. 135, 229-250.
- Edwards, D. & Rogerson, W. 1979. New records of fertile Rhyniophytina from the late Silurian of Wales. *Geological Magazine* 116, 93-98.
- Gensel, P. & Edwards, D. 2001. *Plants Invade the Land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. 512 pp. Columbia University Press, New York.
- Gonez, P. & Gerrienne, P. 2010a. A New Definition and a Lectotypification of the Genus *Cooksonia* Lang 1937. *International Journal of Plant Sciences*, 171, 199-215.

- Gonez, P. & Gerrienne, P. 2010b. *Aberlemnia caledonica* gen. et comb. nov., a new name for *Cooksonia caledonica* Edwards 1970. *Review of Paleobotany and Palynology*. 163, 64-72.
- Heard, A. 1939. Further notes on Lower Devonian plants from South Wales. *Journal of the Geological Society* 95, 9-223.
- Kalina, T. & Váňa, J. 2005. *Sinice, řasy, houby, mechorosty a podobné organismy v současné biologii*. 606 pp. Karolinum, Praha.
- Kenrick, P. & Crane, P.R. 1997. *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. 441 pp. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Kotyk, E.M., Basinger, F.J., Gensel, G.P. & de Freitas, A.T. 2002. Morphologically Complex Plant Macrofossils from the Late Silurian of Arctic Canada. *American Journal of Botany* 89, 1004-1013.
- Kvaček, Z. 2000. *Základy systematické paleontologie I.: paleobotanika, paleozoologie bezobratlých*. 228 pp. Karolinum, Praha.
- Kvaček, Z. & Kraft, P. 2015. Nejstarší rostliny na území Českého masivu. *Botanika*. 2/2015, <http://ibot.cas.cz/botanika>.
- Lang, W. 1937. On the Plant-Remains from the Downtonian of England and Wales. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 227, 245-291.
- Libertín, M. & Kvaček, J. 2014. Genus *Cooksonia* from Wenlock of the Bohemian Massif. – 9th European Palaeobotany-Palynology Conference; Itálie, Padova; 26.-31. 8. 2014.
- Libertín, M., Labuťa, R. & Dašková, J. 2002. Nález nejstarších cévnatých rostlin v Českém masívu. *Zprávy o geologických výzkumech*. 36, 127.
- Mártonfi, P. 2006. *Systematika cévnatých rastlín: 2. vydanie*. Univerzita Pavla Jozefa Šafárika v Košiciach, Prírodovedecká fakulta, Košice.
- Morel, E., Edwards, D. & Rodriguez, I., M. 1995. The first record of *Cooksonia* from South America in Silurian rock of Bolivia. *Geol. Mag.* 132, 449-452.

- Obrhel, J. 1962. Die Flora der Přídolí-Schichten (Budňany-Stufe) des mittelböhmisches Silurs. *Geologie: Zeitschrift für das gesamtgebiet der Geologie und Mineralogie sowie der angewandten Geophysik*. 83-92.
- Pazourek, J. & Votrubová, O. 1997. *Atlas of plant anatomy*. 447 pp. Peres, Praha.
- Schopf, J.M., Mencher, E., Boucot, A.J. & Andrews, H.N. 1966. Erect Plants in the Early Silurian of Maine. *Geological Survey Research*. Chapter D. (U.S. Government Printing Office) 69-75.
- Schweitzer, H.-J. 1980. Die Gattungen Renalia Gensel und Psilophyton Dawson im Unterdevon des Rheinlandes. *Bonner palaeobotanische Mitteilungen* 6, 1-34.
- Steemans, P., Petus, E., Breuer, P., Mauller-Mendlowicz, P. & Gerrienne, P. 2012. Palaeozoic Innovations in the Micro- and Megafossil Plant Record: From the Earliest Plant Spores to the Earliest Seeds, 1100 pp. In Talent, J.A., (ed) *Earth and life global biodiversity, extinction intervals and biogeographic perturbations through time*. Springer, Berlin.
- Strother, K.P., Al-Hajri, S. & Traverse, A. 1996. New evidence for land plants from the lower Middle Ordovician of Saudi Arabia. *Geology*. 24, 55-58.
- Taylor, E.L., Krings, M. & Taylor, T.N. 2009. *Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants*. 1230 pp. Academic, London.
- Taylor, A.W. & Strother, K.P. 2008. Ultrastructure of some Cambrian palynomorphs from the Bright Angel Shale, Arizona, USA. *Review of Paleobotany and Palynology*. 151, 41-50.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. 982 pp. Prentice Hall, New Jersey.
- Tims, J. D. & Chambers T. C. 1984. Rhyniophytina and Trimerophytina from the early land flora of Victoria, Australia. *Palaeontology*. 27 (Part 2), 265-279.
- Vavrdová, M. 1984. Some plant microfossils of possible terrestrial origin from the Ordovician of Central Bohemia. *Věstník Ústředního ústavu geologického*, 59, 165-170.
- Vinter, V. 2008. *Rostliny pod mikroskopem: základy anatomie cévnatých rostlin*. 186 pp. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.

- Wellman, C. 2004. Dating the origin of land plants, 122-145. In Donoghue, P.C. & Smith, M.P. (eds) *Telling the evolutionary time: molecular clocks and the fossil record*. CRC Press, New York.
- Wellman, C., Steemans, P. & Vecoli, M. 2013. Paleophytogeography of Ordovician-Silurian land plants, 461-476. In Harper, D.T. & Servais T. (eds), *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography*, Geological Society of London 490.
- Willis, K.J. & McElwain, J.C. 2002. *The Evolution of Plants*. 378 pp. Oxford University Press, New York.
- Yurina, A.L. 1965. A new Devonian species of the genus *Cooksonia* (Psilophytales). *International Geology Review* 7, 1474-1479.

Zdroje obrázků:

Obr. 1 Stratigrafie siluru pražské pánve. Převzato z: Chlupáč, I., Havlíček, V., Kříž, J., Kukal, Z. & Štorch, P. 1998. *Palaeozoic of the Barrandian (Cambrian to Devonian)*. 174 pp. Vydavatelství České geologické služby, Praha.

Obr. 5 *Cooksonia bohemica*. In. Naturhistoriska riksmuseet. [online]. [cit. 2017-05-07].
Obrázek ve formátu JPG. Dostupné na:
<http://www.nrm.se/images/18.68e25d82120c414fd6f8000240/1367706386200/JE-Sch026A+Image+2.JPG>

Země	Stupeň	Citace
1. Česká republika	llanvirn	Vavrdová (1984, 1990), Černá (1970)
2. Saudská Arábie	llanvirn	McClure (1988), Strother et al. (1996)
3. Velká Británie	caradoc	Richardson (1988), Wellman (1996)
4. Libye	caradoc	Grey et al. (1982)
5. USA (Kentucky)	ashgill	Gray & Boucot (1972), Gray et al. (1982), Gray (1985, 1988)
6. USA (Tennessee)	ashgill	Gray (1988)
7. USA (Georgia)	ashgill	Gray (1988)
8. USA (Illinois)	ashgill	Strother (1991)
9. Kanada (Ontario)	ashgill	Gray (1988)
10. Velká Británie	ashgill	Burgess (1991)
11. Česká republika	ashgill	Vavrdová (1982, 1984, 1988, 1989)
12. Německo	ashgill	Reitz & Heuse (1994)
13. Turecko	ashgill	Steemans et al. (1996)
14. Libye	ashgill	Richardson (1988)
15. jižní Afrika	ashgill	Gray et al. (1986)
16. Bulharsko	? ashgill	Lakova et al. (1992)
17. Austrálie	? ashgill	Foster & Williams (1991)
18. Čína (Xinjiang)	ashgill	Wang et al. (1997)
19. Velká Británie	rhuddanian	Burgess (1991)
20. Libye	rhuddanian	Richardson (1988)
21. USA (stát New York)	rhuddanian	Miller & Eames (1982)
22. USA (Pensylvánie)	rhuddanian – ? aeronian	Johnson (1985)
23. USA (Pensylvánie)	? llandovery	Strother & Traverse (1979)
24. Ghana	llandovery	Bar & Riegel (1980)
25. Brazílie	llandovery	Gray et al. (1985)
26. Paraguay	svr. llandovery	Gray et al. (1992)

Příloha č. 1 - Fosilní záznamy ordovicko-silurských spór (podle Gensel & Edwards 2001)

- Členěno v bristkých stratigrafických stupních.

- Uvedené citace dostupné v publikaci Gensel a Edwards 2001.